





138

REVUE SUISSE
DE
ZOOLOGIE

REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE
ET DE
MUSEUM D'HISTOIRE NATURELLE
DE GENÈVE

GENÈVE
MÉTAUX SUISSES

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE
ET DU
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
1970

TABLE DES MATIÈRES

Tome 77 — 1970

Fascicule 1

N ^{os}	Pages
1. AELLEN, V. Catalogue raisonné des chiroptères de la Colombie .	1-37
2. WAGNER, G. Verfolgung von Brieftauben im Helikopter. (Mit 5 Abbildungen)	39-60
3. PRIVAT, François. Contribution à l'étude du mode de nutrition du <i>Tilapia rendalli</i> . (Avec 4 figures)	61-72
4. — Quelques effets de la lumière et de la température sur la consommation alimentaire de <i>Tilapia rendalli</i> . (Avec 2 figures)	73-79
5. OBERLING, Jean-Jacques and Kenneth Jay BOSS. Observations on the Shell structure of Calyptogena (<i>Vesicomysidae</i> ; <i>Bivalvia</i> ; <i>Mollusca</i>). (With 2 figures and 1 plate)	81-90
6. DE LISLE, Melchior O. Deuxième Note sur quelques Coleoptera Lucanidae nouveaux ou peu connus. (Avec 22 figures dans le texte)	91-117
7. PUTHZ, Volker. Ein neuer sardischer <i>Stenus</i> nebst Bemerkungen über das Subgenus <i>Hemistenus</i> Motschulsky (Coleoptera, Staphylinidae), 76. Beitrag zur Kenntnis der Steninen. (Mit 16 Textfiguren)	119-125
8. SCHAUENBERG, Paul. Le Chat forestier d'Europe <i>Felis s. silvestris</i> Schreber 1777 en Suisse. (Avec 6 figures)	127-160
9. GISIN, Hermann et Maria Manuela DA GAMA. <i>Pseudosinella</i> cavernicoles de France (Insecta: Collembola). (Avec 15 figures dans le texte)	161-188
10. HUBERT, Michel. Araignées capturées dans des grottes de Tunisie et description de deux espèces nouvelles. (Avec 7 figures et 2 tableaux dans le texte)	189-195
11. DURRER, H. und W. VILLIGER. Schillerradien des Enten-Spiegels im Raster-Elektronenmikroskop. (Mit 2 Abbildungen) . . .	197-198
12. STRASSER, Karl. Über einige Diplopoden aus dem westlichen Kaukasus. (Mit 7 Textabbildungen)	199-205
13. NOSEK, Josef und Stanko ČERVEK. Beseitigung eines Homonyms in der Gattung <i>Hypogastrura</i> (Insecta: Collembola) . . .	207
14. VUILLEUMIER, François. L'organisation sociale des bandes vagabondes d'oiseaux dans les Andes du Pérou central. (Avec 3 figures dans le texte et 7 tableaux)	209-235

Nos	Pages
15. ZICSI, A. Revision der Bretscherischen Regenwurm-Sammlung aus Zürich	237-246
16. DE BEAUMONT, Jacques. Les Pompilides de la collection H. Tournier (Hym.) 2 ^e partie	247-260

Fascicule 2

17. ZWICK, Peter. Was ist <i>Nemoura marginata</i> F. J. Pictet 1836? Bestimmung eines Neotypus und Beschreibung einer neuen europäischen <i>Nemoura</i> -Art. (Ins. Plecoptera). (Mit 2 Abbildungen)	261-272
18. STEMMLER, Othmar. Die Sandrasselotter aus Westafrika: <i>Echis carinatus ocellatus</i> subsp. nov. (Serpentes, Viperidae). (Mit 2 Abbildungen)	273-282
19. OTT, Jürg und Jürgen OLERT. Färbungsunterschiede zwischen <i>Sorex araneus</i> Linnaeus 1758 und <i>Sorex gemellus</i> Ott 1968 (Mammalia, Insectivora). (Mit 2 Abbildungen und 5 Tabellen)	283-291
20. GISIN, Hermann et Maria Manuela DA GAMA. Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de <i>Pseudosinella</i> cavernicoles (Insecta: Collembola). (Avec 8 figures dans le texte)	293-304
21. PILLERI, G. <i>Platanista gangetica</i> , a dolphin that swims on its side. (With 6 figures)	305-307
22. MEDVEDEV, L. N. A list of Chrysomelidae collected by Dr. W. Wittmer in Turkey. (Coleoptera). (With 1 figure) . . .	309-319
23. VILLIERS, A. <i>Emesinae</i> des grottes de Ceylan (Hem. Heter. Reduviidae). (Avec 9 figures dans le texte)	321-325
24. BOTT, Richard. Betrachtungen über die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Süßwasser-Krabben nach der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Genf/Schweiz. (Mit 15 Abbildungen und 2 Karten)	327-344
25. CONSTANTINIDIS, J., J. C. de la TORRE, R. TISSOT et H. HUGGEL. Les monoamines cérébrales lors de l'hibernation chez la chauve-souris. (Avec 2 figures dans le texte)	345-352
26. KRAUS, C., M. GIHR und G. PILLERI. Das Verhalten von <i>Cuniculus paca</i> (Rodentia, Dasyproctidae) in Gefangenschaft. (Mit 14 Abbildungen)	353-388
27. SZESZAK, Josef. Untersuchungen zur Kälteanpassung und zur Funktion des braunen Fettgewebes bei <i>Rattus norvegicus alb.</i> (Mit 9 Abbildungen und 4 Tabellen)	389-434
28. CLAUDE, Caesar. Biometrie und Fortpflanzungsbiologie der Röteldmaus <i>Clethrionomys glareolus</i> (Schreber, 1780) auf verschiedenen Höhenstufen der Schweiz. (Mit 16 Abbildungen und 16 Tabellen)	435-480

29. TEUTSCH-FELBER, Dorothea. Experimentelle und histologische Untersuchungen an der Thoraxmuskulatur von *Periplaneta americana* L. (Mit 11 Abbildungen) 481-524

Fascicule 3

30. AESCHLIMANN, A., W. BÜTTIKER, P. A. DIEHL, G. EICHENBERGER, R. IMMLER et N. WEISS. Présence d'*Ixodes trianguliceps* (Birula, 1895) et d'*Ixodes apronophorus* (Schulze, 1924) en Suisse (Ixodoidea; Ixodidae). (Avec 2 figures) 527-536
31. v. BOLETZKY, S. und M. V. v. BOLETZKY. Das Eingraben in Sand bei *Sepiolo* und *Sepietta* (Mollusca, Cephalopoda). (Mit 6 Textabbildungen) 536-548
32. CHEN, P. S. und R. BÜHLER. Isolierung und Funktion des Sex-peptids bei *Drosophila melanogaster*. (Mit 3 Textabbildungen) 548-554
33. MERMOD, C. Domaine vital et déplacements chez *Cerastes vipera* (L.) et *Cerastes cerastes* (L.) (Reptilia, Viperidae). (Avec 3 figures, 4 planches et 1 table) 555-562
34. MEYLAN, André. Caryotypes et distribution de quelques *Pitymys* européens (Mammalia, Rodentia). (Note préliminaire). (Avec 7 figures dans le texte) 562-575
35. NYDEGGER, H. and H. STADLER. Effekte von Phenylthiocarbamid (PTC) auf die Entwicklung von Mäusen. (Mit 3 Abbildungen und 4 Tabellen) 575-587
36. STADLER, H. und R. WEBER. Autoradiographische Untersuchungen über die Frühwirkung von Thyroxin auf die RNS-Synthese im Gehirn von Xenopuslarven. (Mit 4 Textabbildungen) 587-596
37. DROIN, Anne, Verena UEHLINGER et Jacqueline REYNAUD. Une mutation létale récessive, « bt » (bent tail) chez *Xenopus laevis* Daudin. (Avec 10 figures et 1 tableau) 596-603
38. RÖMER, F. Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flugtonhöhe beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. (Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle) 603-616
39. LANZREIN, B. und M. LÜSCHER. Experimentelle Untersuchungen über die Degeneration der Prothorakaldrüsen nach der Adulthäutung bei der Schabe *Nauphoeta cinerea*. (Mit 4 Textabbildungen) 616-620
40. WILHELM, R. und M. LÜSCHER. Über die Reifung transplanterter Oocyten unter verschiedenen Bedingungen bei der Schabe *Nauphoeta cinerea*. (Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle) 621-624
41. MATTHEY, Robert. L'« éventail robertsonien » chez les *Mus* (Leggada) africains du groupe *minutoides-musculoides*. (Avec 2 figures) 625-629

N°	Pages
42. MATTHEY, Robert et Martine JOTTERAND. Nouveau système polymorphe nonrobertsonien chez des « Leggadas » (<i>Mus sp.</i>) de République Centrafricaine. (Avec 1 figure)	630-635
43. RAHM, U. Note sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo. (Avec 7 figures)	635-646
44. BAUD, F. Le développement post-embryonnaire de deux Diptères Musidoridés: <i>Musidora furcata</i> Fall. et <i>M. lutea</i> Panz. (Avec 3 figures et 1 table dans le texte)	647-650
45. PRIVAT, François. Modifications du comportement de nutrition de <i>Tilapia rendalli</i> , après ablation de la zone dorsale télencéphalique, dans différentes conditions de température et de luminosité. (Avec 6 figures)	651-662

Fascicule 4

46. DUBOIS, Georges. Les fondements de la taxonomie des <i>Strigeata</i> La Rue (Trematoda: Strigeida)	663-685
47. EUZET, Louis et Eric WAHL. Biologie de <i>Rhinecotyle crepitacula</i> Euzet et Trilles, 1960 (Monogenea) parasite de <i>Sphyraena piscatorum</i> Cadenat, 1964 (Teleostei) dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). (Avec 15 figures dans le texte)	687-703
48. MOREL, J. et A. MEYLAN. Une pullulation de campagnols terrestres (<i>Arvicola terrestris</i> (L.)) (Mammalia: Rodentia). (Avec 2 tableaux et 1 figure dans le texte)	705-712
49. PONSE, K. et A. VECSEY. Survie et croissance insolites de Cobayes femelles hypophysectomisées. (Avec 7 tabelles)	713-726
50. LÖBL, Ivan. Revision der paläarktischen Arten der Gattungen <i>Scaphisoma</i> Leach und <i>Caryoscapa</i> Ganglbauer der Tribus Scaphisomini (Col. Scaphidiidae). (Mit 81 Abbildungen)	727-799
51. DAGET, J. et P. DE RHAM. Sur quelques Poissons du sud de la Côte d'Ivoire	801-806
52. SCHWAGER-HÜBNER, Marianne. Untersuchungen über die Entwicklung des thorakalen Nerven-Muskel-Systems bei <i>Apis mellifica</i> L. (Hymenoptera). (Mit 29 Abbildungen)	807-849
53. KEVAN, D. Keith McE. Indian Pyrgomorphini other than <i>Pyrgomorpha</i> (Orthoptera: Acridoidea: Pyrgomorphidae). (With 69 figures)	851-866
54. GISIN, Hermann et Maria Manuela DA GAMA. Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de <i>Pseudosinella</i> cavernicoles du groupe <i>vandeli</i> . (Avec 4 figures dans le texte)	867-875
55. ACHERMANN, Markus. Vergleich des Räumlichen verhaltens von Schmelz- und Dentinkronenrelief im Dauergebiss der Katze. (Mit 17 Abbildungen und 1 Tabelle)	877-893

Nos

Pages

56. SOWA, R. Sur la taxonomie de <i>Rhithrogena semicolorata</i> (Curtis) et de quelques espèces voisines d'Europe continentale (Ephemeroptera: Heptageniidae). (Avec 47 figures et 2 tableaux)	895-920
57. PILLERI, Georg, Carola KRAUS und Margarete GIHR. Frequenzanalyse der Laute von <i>Platanista indi</i> « Cetacea ». (Mit 6 Abbildungen und 3 Tabellen)	922-935
58. HALDER, Ulrich und Rudolf SCHENKEL. Putzsymbiose zwischen Banteng (<i>Bos javanicus</i>) und Sundakrähne (<i>Corvus enca</i>) .	935-938
59. GERMANN-MEYER, Vreni und Rudolf SCHENKEL. Über das Kampfverhalten des Grauen Riesenhängen, <i>Macropus giganteus</i>	938-942
60. RÖMER, F. Flugtöne der Weibchen und Locktöne für Männchen von <i>Chironomus plumosus</i> L. beim Schwärmen. (Mit 4 Textabbildungen und 2 Tabellen)	942-959
61. ANDRES, G. und E. ROESSLER. Übertragung von artspezifischen Verhaltenskomponenten durch xenoplastische Transplantation von Gehirnanlagen zwischen <i>Xenopus laevis</i> und <i>Hymenochirus boettgeri</i> (Amphibia, Anura)	959-962
62. PORTMANN-RIEMANN, W. L'influence de l'œstrogène sur l'ovogénèse chez le triton <i>Triturus cristatus</i> . (Avec 1 figure et 3 tableaux)	963-969

INDEX DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

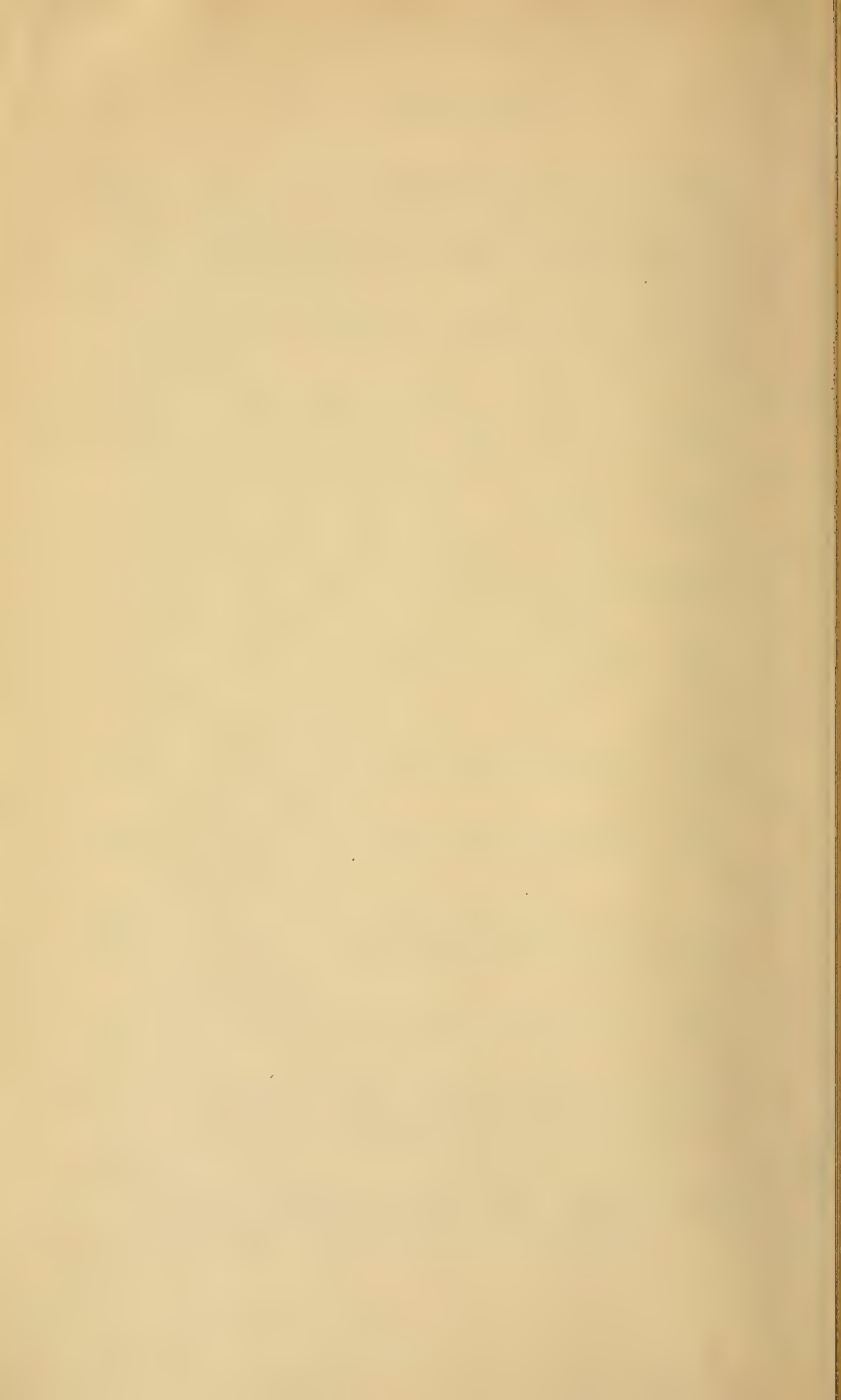
	Pages
ACHERMANN, Markus. Vergleich des Räumlichen verhaltens von Schmelz- und Dentinkronenrelief im Dauergebiss der Katze. (Mit 17 Abbildungen und 1 Tabelle)	877-893
AELLEN, V. Catalogue raisonné des chiroptères de la Colombie . . .	1-37
AESCHLIMANN, A., W. BÜTTIKER, P. A. DIEHL, G. EICHENBERGER, R. IMMLER et N. WEISS. Présence d' <i>Ixodes trianguliceps</i> (Birula, 1895) et d' <i>Ixodes apronophorus</i> (Schulze, 1924) en Suisse (Ixodoidea; Ixodidae). (Avec 2 figures)	527-536
ANDRES, G. und E. ROESSLER. Übertragung von artspezifischen Verhaltenskomponenten durch xenoplastische Transplantation von Gehirnanlagen zwischen <i>Xenopus laevis</i> und <i>Hymenochirus boettgeri</i> (Amphibia, Anura)	959-962
BAUD, F. Le développement post-embryonnaire de deux Diptères Musidoridés: <i>Musidora furcata</i> Fall. et <i>M. lutea</i> Panz. (Avec 3 figures et 1 table dans le texte)	647-650
DE BEAUMONT, Jacques. Les Pompilides de la collection H. Tournier (Hym.) 2 ^e partie	247-260
V. BOLETZKY, S. und M. V. v. BOLETZKY. Das Eingraben in Sand bei <i>Sepiolo</i> und <i>Sepietta</i> (Mollusca, Cephalopoda). (Mit 6 Textabbildungen)	536-548
BOTT, Richard. Betrachtungen über die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Süsswasser-Krabben nach der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Genf/Schweiz. (Mit 15 Abbildungen und 2 Karten)	327-344
CHEN, P. S. und R. BÜHLER. Isolierung und Funktion des Sexpeptids bei <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 3 Textabbildungen)	548-554
CLAUDE, Caesar. Biometrie und Fortpflanzungsbiologie der Rötelmaus <i>Clethrionomys glareolus</i> (Schreber, 1780) auf verschiedenen Höhenstufen der Schweiz. (Mit 16 Abbildungen und 16 Tabellen)	435-480
CONSTANTINIDIS, J., J. C. DE LA TORRE, R. TISSOT et H. HUGGEL. Les monoamines cérébrales lors de l'hibernation chez la chauve-souris. (Avec 2 figures dans le texte)	345-352
DAGET, J. et P. DE RHAM. Sur quelques Poissons du sud de la Côte d'Ivoire	801-806

- DROIN, Anne, Verena UEHLINGER et Jacqueline REYNAUD. Une mutation létale récessive, « bt » (bent tail) chez *Xenopus laevis* Daudin. (Avec 10 figures et 1 tableau) 596-603
- DUBOIS, Georges. Les fondements de la taxonomie des *Strigeata* La Rue (Trematoda: Strigeida) 663-685
- DURRER, H. und W. VILLIGER. Schillerradien des Enten-Spiegels im Raster-Elektronenmikroskop. (Mit 2 Abbildungen) 197-198
- EUZET, Louis et Eric WAHL. Biologie de *Rhinecotyle crepitacula* Euzet et Trilles, 1960 (Monogenea) parasite de *Sphyaena piscatorum* Cadenat, 1964 (Teleostei) dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). (Avec 15 figures dans le texte) 687-703
- GERMANN-MEYER, Vreni und Rudolf SCHENKEL. Über das Kampfverhalten des Grauen Riesenänguruhs, *Macropus giganteus* 938-942
- GISIN, Hermann et Maria Manuela DA GAMA. *Pseudosinella* cavernicoles de France (Insecta: Collembola). (Avec 15 figures dans le texte) 161-188
- et Maria Manuela DA GAMA. Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de *Pseudosinella* cavernicoles (Insecta: Collembola). (Avec 8 figures dans le texte) 293-304
- et Maria Manuela DA GAMA. Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de *Pseudosinella* cavernicoles du groupe *vandeli*. (Avec 4 figures dans le texte) 867-875
- HALDER, Ulrich und Rudolf SCHENKEL. Putzsymbiose zwischen Banteng (*Bos javanicus*) und Sundakrähne (*Corvus enca*) 935-938
- HUBERT, Michel. Araignées capturées dans des grottes de Tunisie et description de deux espèces nouvelles. (Avec 7 figures et 2 tableaux dans le texte) 189-195
- KEVAN, D. Keith McE. Indian Pyrgomorphini other than *Pyrgomorpha* (Orthoptera: Acridoidea: Pyrgomorphidae). (With 69 figures) 851-866
- KRAUS, C., M. GIHR und G. PILLERI. Das Verhalten von *Cuniculus paca* (Rodentia, Dasyproctidae) in Gefangenschaft. (Mit 14 Abbildungen) 353-388
- LANZREIN, B. und M. LÜSCHER. Experimentelle Untersuchungen über die Degeneration der Prothorakaldrüsen nach der Adulthäutung bei der Schabe *Nauphoeta cinerea*. (Mit 4 Textabbildungen) 616-620
- DE LISLE, Melchior O. Deuxième Note sur quelques Coleoptera Lucanidae nouveaux ou peu connus. (Avec 22 figures dans le texte) 91-117
- LÖBL, Ivan. Revision der paläarktischen Arten der Gattungen *Scaphisoma* Leach und *Caryoscapha* Ganglbauer der Tribus Scaphisomini (Col. Scaphidiidae). (Mit 81 Abbildungen) 727-799
- MATTHEY, Robert. L'« éventail robertsonien » chez les *Mus* (Leggada) africains du groupe *minutoides-musculoides*. (Avec 2 figures) 625-629

MATTHEY, Robert et Martine JOTTERAND. Nouveau système polymorphe nonrobertsonien chez des « Leggadas » (<i>Mus sp.</i>) de République Centrafricaine. (Avec 1 figure)	630-635
MEDVEDEV, L. N. A list of Chrysomelidae collected by Dr. W. Wittmer in Turkey. (Coleoptera). (With 1 figure)	309-319
MERMOD, C. Domaine vital et déplacements chez <i>Cerastes vipera</i> (L.) et <i>Cerastes cerastes</i> (L.) (Reptilia, Viperidae). (Avec 3 figures, 4 planches et 1 table)	555-562
MEYLAN, André. Caryotypes et distribution de quelques <i>Pitymys</i> européens (Mammalia, Rodentia). (Note préliminaire). (Avec 7 figures dans le texte)	562-575
MOREL, J. et A. MEYLAN. Une pullulation de campagnols terrestres (<i>Arvicola terrestris</i> (L.)) (Mammalia: Rodentia). (Avec 2 tableaux et 1 figure dans le texte)	705-712
NOSEK, Josef und Stanko ČERVEK. Beseitigung eines Homonyms in der Gattung <i>Hypogastrura</i> (Insecta: Collembola)	207
NYDEGGER, H. und H. STADLER. Effekte von Phenylthiocarbamid (PTC) auf die Entwicklung von Mäusen. (Mit 3 Abbildungen und 4 Tabellen)	575-587
OBERLING, Jean-Jacques und Kenneth Jay BOSS. Observations on the Shell structure of Calyptogena (<i>Vesicomysidae</i> ; <i>Bivalvia</i> ; <i>Mollusca</i>). (With 2 figures and 1 plate)	81-90
OTT, Jürg und Jürgen OLERT. Färbungsunterschiede zwischen <i>Sorex araneus</i> Linnaeus 1758 und <i>Sorex gemellus</i> Ott 1968 (Mammalia, Insectivora). (Mit 2 Abbildungen und 5 Tabellen)	283-291
PILLERI, G. <i>Platanista gangetica</i> , a dolphin that swims on its side. (With 6 figures)	305-307
—, Carola KRAUS und Margarete GIHR. Frequenzanalyse der Laute von <i>Platanista indi</i> « Cetacea ». (Mit 6 Abbildungen und 3 Tabellen)	922-935
PONSE, K. et A. VECSEY. Survie et croissance insolites de Cobayes femelles hypophysectomisées. (Avec 7 tabelles)	713-726
PORTMANN-RIEMANN, W. L'influence de l'œstrogène sur l'ovogénèse chez le triton <i>Triturus cristatus</i> . (Avec 1 figure et 3 tableaux)	963-969
PRIVAT, François. Contribution à l'étude du mode de nutrition du <i>Tilapia rendalli</i> . (Avec 4 figures)	61-72
— Quelques effets de la lumière et de la température sur la consommation alimentaire de <i>Tilapia rendalli</i> . (Avec 2 figures)	73-79
— Modifications du comportement de nutrition de <i>Tilapia rendalli</i> , après ablation de la zone dorsale télencéphalique, dans différentes conditions de température et de luminosité. (Avec 6 figures)	651-662
PUTHZ, Volker. Ein neuer sardischer <i>Stenus</i> nebst Bemerkungen über das Subgenus <i>Hemistenus</i> Motschulsky (Coleoptera, Staphylinidae). 76. Beitrag zur Kenntnis der Steninen. (Mit 16 Textfiguren)	119-125

	Pages
RAHM, U. Note sur la reproduction des Sciridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo. (Avec 7 figures)	635-646
RÖMER, F. Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flugtonhöhe beim Schwärmen von <i>Chironomus plumosus</i> L. (Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle)	603-616
— Flugtöne der Weibchen und Locktöne für Männchen von <i>Chironomus plumosus</i> L. beim Schwärmen. (Mit 4 Textabbildungen und 2 Tabellen)	942-959
SCHAUENBERG, Paul. Le Chat forestier d'Europe <i>Felis s. silvestris</i> Schreber 1777 en Suisse. (Avec 6 figures)	127-160
SCHWAGER-HÜBNER, Marianne. Untersuchungen über die Entwicklung des thorakalen Nerven-Muskel-Systems bei <i>Apis mellifica</i> L. (Hymenoptera). (Mit 29 Abbildungen)	807-849
SOWA, R. Sur la taxonomie de <i>Rhithrogena semicolorata</i> (Curtis) et de quelques espèces voisines d'Europe continentale (Ephemeroptera: Heptageniidae). (Avec 47 figures et 2 tableaux)	895-920
STADLER, H. und R. WEBER. Autoradiographische Untersuchungen über die Frühwirkung von Thyroxin auf die RNS-Synthese im Gehirn von Xenopuslarven. (Mit 4 Textabbildungen)	587-596
STEMMLER, Othmar. Die Sandrasselotter aus Westafrika: <i>Echis carinatus ocellatus</i> subsp. nov. (Serpentes, Viperidae). (Mit 2 Abbildungen)	273-282
STRASSER, Karl. Über einige Diplopoden aus dem westlichen Kaukasus. (Mit 7 Textabbildungen)	199-205
SZESZAK, Josef. Untersuchungen zur Kälteanpassung und zur Funktion des braunen Fettgewebes bei <i>Rattus norvegicus alb.</i> (Mit 9 Abbildungen und 4 Tabellen)	389-434
TEUTSCH-FELBER, Dorothea. Experimentelle und histologische Untersuchungen an der Thoraxmuskulatur von <i>Periplaneta americana</i> L. (Mit 11 Abbildungen)	481-524
VILLIERS, A. <i>Emesinae</i> des grottes de Ceylan (Hem. Heter. Reduviidae). (Avec 9 figures dans le texte)	321-325
VUILLEUMIER, François. L'organisation sociale des bandes vagabondes d'oiseaux dans les Andes du Pérou central. (Avec 3 figures dans le texte et 7 tableaux)	209-235
WAGNER, G. Verfolgung von Brieftauben im Helikopter. (Mit 5 Abbildungen)	39-60
WILHELM, R. und M. LÜSCHER. Über die Reifung transplantierte Oocyten unter verschiedenen Bedingungen bei der Schabe <i>Nauphoeta cinerea</i> . (Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle)	621-624
ZICSI, A. Revision der Bretscherischen Regenwurm-Sammlung aus Zürich	237-246
ZWICK, Peter. Was ist <i>Nemoura marginata</i> F. J. Pictet 1836? Bestimmung eines Neotypus und Beschreibung einer neuen europäischen <i>Nemoura</i> -Art. (Ins. Plecoptera). (Mit 2 Abbildungen)	261-272





QL
1
R454
St
Tome 77

Fascicule 1

1970

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

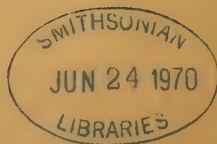
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

DE GENÈVE

GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG

MARS 1970



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 77 — FASCICULE 1

Rédaction

EMILE DOTTRENS

Directeur honoraire du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1970:

SUISSE Fr. 155.—

UNION POSTALE Fr. 160.—
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées
à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,
Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Catalogue raisonné des chiroptères de la Colombie

par

V. AELLEN

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Introduction	1
Liste des localités	2
Liste systématique des espèces et sous-espèces	7
Chiroptères décrits originellement d'après du matériel provenant de Colombie	28
Références bibliographiques	31
Index	35

INTRODUCTION

La Colombie, malgré sa position géographique avantageuse, est encore fort mal connue au point de vue de sa faune des chiroptères. On y compte actuellement 101 espèces et 111 sous-espèces. Il est évident que des recherches bien dirigées permettront d'augmenter sensiblement ce nombre, notamment celles entreprises dans le nord du Choco, à la frontière du Panama, et dans toute la partie sud-orientale, à la frontière du Brésil et du Venezuela.

En vue d'étudier d'assez importantes collections acquises ces dernières années par le Muséum d'Histoire naturelle de Genève, j'ai passé en revue la littérature scientifique sur ce sujet. C'est le fruit de cette compilation critique qui fait l'objet de ce travail, qui est donc basé strictement sur les données de la littérature.

Je pense que cette liste pourra rendre quelques services aux parasitologues et aux écologistes. Elle fait le point de nos connaissances actuelles; je me suis astreint à suivre une nomenclature classique, tout en serrant de près les travaux taxonomiques les plus récents.

* * *

Mes remerciements vont à mes collègues spécialistes qui m'ont envoyé leurs propres tirés-à-part, ce qui a facilité beaucoup mon travail de recherche, et je suis particulièrement reconnaissant envers MM. A. A. Arata, C. J. Marinkelle et J. R. Tamsitt qui m'ont donné divers renseignements, conseils et encouragements. Je n'aurais garde d'oublier MM. Mechler, père et fils, qui m'ont procuré certains travaux publiés en Colombie et quasi introuvables.

LISTE DES LOCALITÉS

Je me suis basé pour l'orthographe des noms et les coordonnées sur l'ouvrage suivant:

Colombia. Official standard names. Gazetter No. 86. Washington, 1964.

Les noms précédés d'un * ne figurent pas dans cette publication.

- Aguachica, Magdalena: 8 19 N / 73 38 W / 160 m
- Aguasblancas, Magdalena: 10 14 N / 73 30 W
- Almaguer, Cauca: 1 55 N / 76 50 W / 3140 m
- Andagoya, Choco: 5 06 N / 76 41 W
- Andagueda, rio, Choco: 5 31 N / 76 31 W
- Andalucia, Huila: 1 54 N / 75 40 W / 900 — 1525 m
- Anolaima, Cundinamarca: 4 46 N / 74 28 W / 2130 m
- * Argentina Vieja, Meta: 4 10 N / 72 42 W
- Barbacoas, Nariño: 1 41 N / 78 09 W / 23 m
- Barichara, Santander: 6 38 N / 73 14 W / 1700 m
- Barrancabermeja, Santander: 7 03 N / 73 52 W
- Barranquilla, Atlantico: 10 59 N / 74 48 W
- * Barro Blanco, Antioquia: 6 11 N / 75 27 W / 2200 m
- * Boca del Toro, Valle del Cauca
- Bogota, Cundinamarca: 4 36 N / 74 05 W / 2750 — 3150 m
- Bonda, Magdalena: 11 14 N / 74 08 W / 50 m
- * Boqueron (de Napipi), Choco: 6 43 N / 77 30 W
- Aucune précision n'étant fournie par les auteurs qui citent cette localité (HALL et KELSON 1959: 112), on peut penser qu'il s'agit de ce Boqueron, le plus proche du Panama (cf. carte 76, p. 112).
- * Boqueron de San Francisco, Bogota, Cundinamarca
- Bucaramanga, Santander: 7 08 N / 73 09 W
- Buenaventura, Valle del Cauca: 3 53 N / 77 04 W
- Buenavista, Nariño: 1 29 N / 78 05 W / 360 m
- * Cacagualito, Magdalena: 11 17 N / 74 00 W / 450 m
- Cachipay, Cundinamarca: 4 44 N / 74 26 W / 1585 m

- Cali, Valle del Cauca: 3 27 N / 76 31 W / 1060 m
 Caracolicito, Magdalena: 10 12 N / 73 58 W / 335 m
 Cartagena, Bolivar: 10 25 / 75 32 W / 0 m
- * Catamarca: ?, probablement Cajamarca, Tolima: 4 26 N / 75 26 W
 - * Cativál, Córdoba: 8 17 N / 75 41 W / 120 m
 - * Cauquita, río, env. de Cali, Valle del Cauca: env. 3 27 N / 76 31 W
 - Cesar, río, Magdalena: 9 00 N / 73 58 W
 - Chisquío, Cauca: 2 29 N / 76 52 W
 - Choachi, Cundinamarca: 4 32 N / 73 56 W
 - Condoto, Choco: 5 06 N / 76 37 W / 90 m
 - * Coscues, Bogotá, Cundinamarca
 - Cucuta, Norte de Santander: 7 54 N / 72 31 W
 - * Curiche, Cundinamarca: env. 5 20 N / 74 20 W
 - Currulao, río, Antioquia: env. 8 00 N / 76 40 W
 - Dabeiba, Antioquia: 7 01 N / 76 16 W / 90 m
 - * Diablo, cueva del, Meta: 4 14 N / 73 36 W
 - Dibulla, Guajira: 11 17 N / 73 19 W
 - * Docompado, río, Cauca: ?, alt. 350 m
- Il y a un río Docampado dans le Choco, mais les récoltes de von Sneidern, qui a fourni le matériel de cette localité, proviennent quasi toutes du Cauca.
- Don Diego, Magdalena: 11 15 N / 73 42 W / 0 m
 El Colegio, mesitas d', Cundinamarca: 4 32 N / 74 28 W / 1210 m
- * El Guamo, Tolima
 - El Orinoco, Magdalena: 10 10 N / 73 24 W / 158 m
 - El Roble, Caldas: 4 41 N / 75 36 W / 2200 m
 - El Salado, Magdalena: 10 22 N / 73 28 W / 430 m
 - El Tambo, Cauca: 2 25 N / 76 49 W / 1800 m
 - El Tambor, Santander: 7 19 N / 73 16 W
 - Espinal, Tolima: 4 09 N / 74 53 W
 - Fomeque, Cundinamarca: 4 29 N / 73 54 W / 2000 m
 - Fundacion, Magdalena: 10 31 N / 74 11 W
 - Fusagasuga, Cundinamarca: 4 21 N / 74 22 W / 1750 m
 - Girardot, Cundinamarca: 4 18 N / 74 48 W / 326 m
 - Gorgona, isla, Nariño: 2 59 N / 78 12 W
 - * Gramales, SW Bucaramanga, Santander
 - Gramalote, Norte de Santander: 7 53 N / 72 48 W
 - * Guaicaramo, Meta: 4 35 N / 73 00 W / env. 250 m
 - Guaimaral, río, Magdalena: 10 08 N / 73 31 W / 140 m
 - Guamalito, Norte de Santander: 8 34 N / 73 29 W / 600 m
 - Guapa, Antioquia: 7 34 N / 76 38 W
 - Guatiquia, río, Meta: 4 11 N / 73 04 W

- Honda, Tolima: 5 12 N / 75 45 W
 Jaraquiel, Cordoba: 8 42 N / 75 57 W / 20 m
- * Jimenez, Valle del Cauca: env. 3 40 N / 76 40 W / 480 m
 Juntas de Tamana, Choco: 4 59 N / 76 24 W / 1220 m
 - * La Angostura, Meta: env. 2 20 N / 73 55 W / env. 250 m
 La Ceja, Antioquia: 6 02 N / 75 26 W
 - * La Colorada, Boyaca
 (? paramo de Cruz Colorada: 6 17 N / 72 45 W)
 - * La Concepcion, Magdalena: 11 02 N / 73 24 W / 915 m
 - * La Costa, près de El Tambo, Cauca: 900 m
 La Cuchilla, Cundinamarca: 4 56 N / 73 48 W
 - * La Frijolera, Antioquia: 7 04 N / 75 45 W / 1500 m
 La Gloria, Magdalena: 8 37 N / 73 48 W / 45 m
 La Macarena, serrania de, Meta: 2 45 N / 73 55 W
 La Macarena, serrania de, extrémité méridionale, Meta:
 env. 2 14 N / 73 52 W / 230 m
 La Mesa, Cundinamarca: 4 38 N / 74 28 W / 1300 m
 - * La Palma, Santander, voir Barrancabermeja
 La Palma, Tolima: 4 19 N / 75 06 W
 La Plata, Huila: 2 23 N / 75 53 W
 La Playa, Atlantico: 11 02 N / 74 52 W
 - * Las Campanas, colosso, Bolivar
 - * Las Marimondas, Guajira: 10 48 N / 72 44 W / 1000 m
 Las Papas, Valle de, Cauca: env. 1 55 N / 76 36 W / 3050 m
 - * Las Pinturas, cerro de, rio Inirida supérieur, Vaupés
 La Tagua, Putumayo: 0 03 S / 74 40 W
 Leiva, Boyaca: 5 38 N / 73 34 W / 2600 m env.
 Leticia, Amazonas: 4 09 S / 69 57 W / 275 m
 Losada, rio, Meta: 2 12 N / env. 73 53 W
 Los Micos, Meta: 3 17 N / 73 53 W
 - * Macaregua, Santander: 6 38 N / 73 11 W / 1700 m
 Maicao, Guajira: 11 23 N / 72 13 W
 Mamatoco, Magdalena: 11 14 N / 74 10 W / 15 m
 - * Maripa: ?
 Introuvable sur les cartes et dans les atlas. HALL et KELSON (1959, fig. 146, p. 204), qui citent cette localité, ne donnent aucune précision, sinon « Colombia ».
 - Mariquita, Tolima: 5 12 N / 74 54 W / 535 m
 Mecaya, rio, Putumayo: 0 29 N / 75 11 W
 Medellin, Antioquia: 6 15 N / 75 35 W
 Melgar, Tolima: 4 12 N / 74 39 W / 430 m

- Minca, Magdalena: 11 09 N / 74 07 W / 600 m
 Mitú, Vaupés: 1 08 N / 70 03 W
 Mocoa, Putumayo: 1 09 N / 76 37 W
 Munchique, Cauca: 2 32 N / 76 57 W / 2000 m
 * Muralla (= La Murelia), Caqueta: 1 33 N / 75 10 W / 180 m
 * Murcia, quebrada, Antioquia, voir Mutata
 Mutata, Antioquia: 7 14 N / 76 25 W
 Natagaima, Tolima: 3 37 N / 75 06 W / 316 m
 Navajas, caño, Meta: 4 02 N / 72 56 W
 Negra, sierra, Guajira: 10 37 N / 72 54 W
 Nilo, Cundinamarca: 4 19 N / 74 38 W
 Noanama, Choco: 4 42 N / 76 56 W / 30 m
 Norosi, Bolivar: 8 32 N / 74 02 W / 120 m
 Novita, Choco: 4 57 N / 76 34 W / 45 m
 Ocoa, rio, Meta: 4 08 N / 73 15 W
 Onaca, Magdalena: 11 11 N / 74 04 W / 700 m
 Orocué, Boyaca: 4 48 N / 71 20 W
 Pacho, Cundinamarca: 5 08 N / 74 10 W / 1860 m
 Paime, Cundinamarca: 5 22 N / 74 10 W
 Palmira, Valle del Cauca: 3 32 N / 76 16 W / 1000 m
 Palomino, Magdalena: 11 02 N / 73 39 W / 1200 m
 Pance, Valle del Cauca: 3 20 N / 76 38 W / 1650 m
 Pasto, Nariño: 1 13 N / 77 17 W / 2600 m
 Pavarandocito, Antioquia: 7 16 N / 76 30 W
 Peroles, Santander, voir Barrancabermeja
 Pitalito, Huila: 1 51 N / 76 02 W / 1350 m
 Popayan, Cauca: 2 27 N / 76 36 W / 1830 m
 Porcesito, Antioquia: 6 33 N / 75 14 W
 Providencia, isla de, San Andrés y Providencia: 13 21 N / 81 22 W
 Pubenza, Cundinamarca: 4 25 N / 74 46 W / 370 m
 Pueblo Bello, Magdalena: 10 25 N / 73 35 W / 1070 m
 * Pueblo Viejo, Magdalena: 10 58 N / 73 24 W / 850 m
 Puente Nacional, Santander: 5 53 N / 73 42 W / 1620 m
 Puerto Leguizamo, Putumayo: 0 12 S / 74 46 W / 200 m
 Puerto Lopez, Meta: 4 05 N / 72 58 W
 Puerto Valdivia, Antioquia: 7 18 N / 75 23 W / 110 m
 Purí, Antioquia: 7 25 N / 75 20 W
 Purificacion, Tolima: 3 51 N / 74 55 W / 300 m
 * Quisquio, près de El Tambo, Cauca: 1700 m
 Raposo, rio, Valle del Cauca: 3 43 N / 77 08 W / env. 0 m
 Restrepo, Meta: 4 15 N / 73 33 W / 1000 m

- Ricaurte, Nariño: 1 13 N / 77 59 W / 1525 m
 Riofrio, Valle del Cauca: 4 09 N / 76 18 W / 1060 m
- * Riofuego, Santander, voir Barrancabermeja
 Riohacha, Guajira: 11 33 N / 72 55 W
 Rionegro, Boyaca: 5 31 N / 72 32 W
 - * Salencio, Valle del Cauca: 4 48 N / 76 19 W / 1830 m
 Salento, Caldas: 4 38 N / 75 34 W / 2100 — 2750 m
 San Agustin, Huila: 1 53 N / 76 16 W / 1670 m
 San Andrés, isla de, San Andrés y Providencia: 12 32 N / 81 42 W
 San Antonio, Huila: 1 57 N / 76 29 W
 - * San Antonio, Magdalena: 10 54 N / 73 24 W
 San Faustino, Norte de Santander: 8 04 N / 72 24 W
 San Gil, Santander: 6 33 N / 73 08 W
 San Javier, Cundinamarca: 4 40 N / 74 28 W
 San José, Valle del Cauca: 3 51 N / 76 52 W
 San Miguel, Magdalena: 10 58 N / 73 29 W / 2300 m
 - * San Pedro, rio, Bolivar: 8 40 N / 74 06 W / 180 m
 San Sebastian, Magdalena: 10 34 N / 73 36 W / 2000 m
 Santa Elena, Antioquia: 6 13 N / 75 30 W / 2750 m
 Santa Marta, Magdalena: 11 15 N / 74 13 W
 Santa Marta, sierra Nevada de, Magdalena: 10 30 — 11 00 N / 73 — 74 W
 Santana, Tolima: 5 08 N / 74 57 W
 Santandercito, Cundinamarca: 4 36 N / 74 21 W / 1600 m
 - * Santa Teresa, Antioquia, voir Mutata
 San Vicente, Cundinamarca: 5 04 N / 73 46 W / 2600 m
 San Vicente de Chucuri, Santander: 6 55 N / 73 30 W
 Sasaima, Cundinamarca: 4 58 N / 74 26 W
 Sautata, Choco: 7 50 N / 77 04 W
 Sesquilé, Cundinamarca: 5 03 N / 73 48 W / 2600 — 2650 m
 Sipi, Choco: 4 39 N / 76 36 W / 45 m
 - * Socorré, Cordoba: 7 51 N / 76 17 W / 100 — 150 m
 Suba, Cundinamarca: 4 45 N / 74 05 W / 2585 m
 Taganga, Magdalena: 11 16 N / 74 12 W / 0 m
 - * Tahuapunto, en face de, Vaupés: 0 36 — 1 04 N / 69 12 — 69 53 W.

Ce nom de Tahuapunto ne se trouve sur aucune carte et atlas que j'ai consultés. SANBORN (1937, 1949) écrit que Tahuapunto est au Brésil, sur le rio Vaupés, à la frontière colombienne. HANDLEY (1960) l'indique aussi sur le rio Vaupés, mais en Colombie. Enfin, l'indication de GOODWIN (1942): « Colombia: Rio Waupes Frente a Tahuopunto » et celle de NICEFORO (1947): « en la margen colombiana del rio Vaupés, frente al sitio de Tahuapunto, Brasil » montrent clairement que si Tahuapunto est

bien au Brésil, le lieu de trouvaille « en face de Tahuapunto » est lui en Colombie. TAMSITT et VALDIVIESO (1966b) précisent d'ailleurs bien : « Brazil:... Tahuapunta, left bank, Rio Vaupés... Colombia:... Tahuapunta, right bank, Rio Vaupés. »

Tarra, rio, Norte de Santander: 8 39 N / 73 01 W / 200 m

Tibu, Norte de Santander: 8 39 N / 72 42 W

Tierrabuena, Santander: 6 55 N / 73 40 W

Tocaima, Cundinamarca: 4 28 N / 74 38 W / 380 m

Trinidad, Boyaca: 5 25 N / 71 40 W

Turbo, Antioquia: 8 06 N / 76 43 W

Unguia, Choco: 8 01 N / 77 04 W

Valparaiso (=Cincinati), Magdalena: 11 06 N / 74 06 W / 1400 m

* Victoria, région de Santa Marta, Magdalena

Vijes, 3,2 km S de, Valle del Cauca: 3 35 N / 76 29 W / 1000 m

* Villa Arteaga, Antioquia, voir Mutata

Villanueva, Guajira: 10 37 N / 72 59 W / 274 m

Villavicencio, Meta: 4 09 N / 73 37 W / 500 m

Villeta, Cundinamarca: 5 01 N / 74 28 W / 804 m

Yarima, Santander: 6 47 N / 73 35 W

Yurimena, caño, Meta: 4 17 N / 72 43 W

Zipaquirá, Cundinamarca: 5 02 N / 74 00 W / 2600 — 2650 m

Zulia, rio, Norte de Santander: env. 8 12 N / 72 30 W

LISTE SYSTÉMATIQUE DES ESPÈCES ET SOUS-ESPÈCES

Seules sont citées les références originales, même si dans un travail ultérieur une chauve-souris est signalée dans une même localité mais sous un nom différent.

EMBALLONURIDAE

EMBALLONURINAE

Rhynchonycteris naso (Wied, 1820)

Rhynchiscus naso. ALLEN 1916b (1); NICEFORO 1947 (2); HERSHKOVITZ 1949 (3).

Caracolicito (3). Navajas, caño (2). Yurimena, caño (2). Muralla (1). Novita (1).

Saccopteryx bilineata (Temminck, 1838)

Saccopteryx bilineata. DOBSON 1878 (1); BANGS 1900 (2); ALLEN 1900 (3); THOMAS 1926 (4); SANBORN 1932a (5); NICEFORO 1947 (6); HERSHKOVITZ (7); TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (8). MORALES-ALARCON et al. 1968 (9).

Santa Marta (2). Bonda (3). Minca (3). Mamatoco (5). El Salado (7). Guaimaral, rio (7). Villanueva (7). Norosi (7). Guamalito (7). Zulia, rio (6). Bogota (1). Girardot (8). Villavicencio (6). Espinal (6). Gorgona, isla (4). La Tagua (6). Santa Teresa (9).

***Saccopteryx canescens* Thomas, 1901**

Saccopteryx leptura. ALLEN 1900, part. (1); SANBORN 1932a, part. (2).

Saccopteryx canescens. SANBORN 1937 (3); NICEFORO 1947 (4); HERSHKOVITZ 1949 (5).

Dibulla (2) (3). Bonda (1). Mamatoco (2) (3). Fundacion (2) (3). Guaimaral, rio (5). El Orinoco (5). Villanueva (5). Norosi (5). Natagaima (3). Espinal (4). Purificacion (4).

***Saccopteryx leptura* (Schreber, 1774)**

Saccopteryx leptura. BANGS 1900 (1). ALLEN 1900, part. (2). SANBORN 1937 (3). NICEFORO 1947 (4). HERSHKOVITZ (5).

Villanueva (5). Santa Marta (1). Santa Marta, sierra de (3). Bonda (2). Gramalote (4). San Faustino (4). Zulia, rio (4). Sasaima (4). Villavicencio (4). Espinal (4).

***Cormura brevirostris* (Wagner, 1843)**

Cormura brevirostris. SANBORN 1932a (1). NICEFORO 1947 (2).

Don Diego (1). Yurimena, caño (2). Ocoa, rio (2).

***Peropteryx k. kappleri* Peters, 1867**

Peropteryx kappleri. NICEFORO 1947 (1). MORALES-ALARCON et al. (4).

Peropteryx k. kappleri. BORRERO et HERNANDEZ 1957 (2). VALDIVIESO 1964 (3).

San Faustino (1). Zulia, rio (1). San Vicente de Chucuri, environs de (2). La Mesa (3). Guapa (4).

***Peropteryx m. macrotis* (Wagner, 1843)**

Peropteryx canina. ALLEN 1900 (1).

Peropteryx macrotis. ARATA et al. 1967 (2). MARINKELLE 1967 (3). ESSLINGER et al. 1968 (4).

Peropteryx m. macrotis. SANBORN 1937 (5). NICEFORO 1947 (6). RENJIFO 1948 (7). HERSHKOVITZ 1949 (8). KOHLS et al. 1965 (9).

Villanueva (8). Bonda (1). San Faustino (6). Gramalote (6). Cucuta (6). Cartagena (6). San Gil (6). Villavicencio (6). Ocoa (7). La Cuchilla (7). Tahuapunto (5). La Plata (3). Cali (9). Cali, environs de (4). SW Colombie, Valle del Cauca (2).

DICLIDURINAE

Diclidurus a. albus (Wied, 1819)

Diclidurus a. albus. GOODWIN 1969 (1).

Colombie (1).

Diclidurus ingens Hernandez-Camacho, 1955

Diclidurus ingens. HERNANDEZ-CAMACHO 1955 (1).

Puerto Leguizamo (1).

NOCTILIONIDAE

Noctilio labialis (Kerr, 1792)**Noctilio l. labialis** (Kerr, 1792)

Noctilio labialis. WENZEL et al. 1966, part. (1).

Noctilio labialis minor. HERSHKOVITZ 1949 (2).

Guaimaral, rio (2). La Gloria (2). Unguia (1).

Pour la synonymie et la répartition des sous-espèces de *Noctilio labialis*, voir CABRERA (1957) et HUSSON (1962).

Noctilio labialis albiventris Desmarest, 1818

Noctilio labialis albiventris. TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (1).

Leticia (1).

Noctilio labialis zaparo Cabrera, 1907

Dirias zaparo. ALLEN 1916b (1).

Noctilio labialis. WENZEL et al. 1966, part. (2). ARATA et al. 1968 (3).

Noanama (1). Docompado, rio (2). SW Colombie (3).

Noctilio l. leporinus (Linné, 1758)

Noctilio leporinus. SPEISER 1900 (1).

Noctilio l. leporinus. HERSHKOVITZ 1949 (2).

Orocué (1). Guaimaral, rio (2). El Orinoco (2).

PHYLLOSTOMATIDAE

MORMOOPINAE

Pteronotus parnelli fuscus (J. A. Allen, 1911)

Chilonycteris rubiginosa. DOBSON 1878 (1). ALLEN 1904b (2).

Chilonycteris rubiginosa fusca. HERSHKOVITZ 1949 (3).

Pteronotus rubiginosus fuscus. TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (4).

Pteronotus parnelli. WENZEL et al. 1966 (5).

Colombie (1) (4) (5). Cacagualito (2). Caracolicito (3). Norosi (3).

***Pteronotus personatus* (Wagner, 1843)**

Pteronotus personatus. WENZEL et al. 1966 (1).

Cartagena (1).

***Pteronotus davyi* Gray, 1838**

Pteronotus davyi. TESH et al. 1968 (1).

Colombie (1). Probablement Cartagena. Les auteurs ne donnent pas de précision; ils indiquent seulement que l'ensemble de leur matériel provient de 12 sites, dont 11 sont le Cauca et Valle del Cauca, le 12^e étant près de Cartagena.

***Pteronotus psilotis* (Dobson, 1878)**

Pteronotus psilotis. GROSE et al. 1968 (1).

Cartagena (1).

***Mormoops megalophylla* Peters, 1864**

***Mormoops m. megalophylla* Peters, 1864**

Mormoops m. megalophylla. GOODWIN 1946 (1).

Colombie (1).

***Mormoops m. tumidiceps* Miller, 1902**

Mormoops megalophylla. DOBSON 1878 (1). MARINKELLE et GROSE 1968 (2).

Mormoops megalophylla tumidiceps. GOODWIN et GREENHALL 1961 (3).

Colombie (1). Macaregua (2). San Gil (3). Ces deux dernières citations concernent peut-être la même localité; en effet, MARINKELLE et GROSE indiquent: « Macaregua cave near San Gil ».

La citation de DOBSON se rapporte peut-être à la forme typique citée ci-dessus. L'espèce a curieusement été omise par CABRERA (1958), dans son catalogue des mammifères de l'Amérique du Sud.

PHYLLOSTOMATINAE

***Micronycteris* (*Micronycteris*) *m. megalotis* (Gray, 1842)**

Schizostoma megalote. DOBSON 1880 (1).

Micronycteris megalotis. BANGS 1900 (2). ALLEN 1900 (3). BANGS 1905 (4). GUIMARAES et D'ANDRETTA 1956 (5). TAMSITT et al. 1965 (6).

Micronycteris m. megalotis. MILLER 1898 (7). ALLEN 1916b (8). SANBORN 1932a (9). RENJIFO 1948 (10). HERSHKOVITZ 1949 (11). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (12). VALDIVIESO 1964 (13).

Micronycteris megalotis mexicana. ANDERSEN 1906a (14).

Santa Marta (2) (7). Bonda (3) (9). Aguachica (9). Guaimaral, rio (11). Cesar, rio (11). Villanueva (11). Tarra, rio (11). Anolaima (8). El Colegio, mesitas d' (12). Bogota, région de (14). Sasaima (13). El Tambor (9). La Colorada (9). Jaraquié (9). Gorgona (4). Espinal (5). Popayan (1). Ocoa (10). La Mesa (6).

La sous-espèce *mexicana* Miller, 1898, est quelques fois signalée en Colombie (cf. ANDERSEN 1906a, GOODWIN 1946), mais SANBORN (1949) dans son travail de revision du genre n'indique que *megalotis* sensu stricto pour ce pays. TAMSITT et al. (1964) se sont étonnés de la présence, anormalement élevée, de cette espèce à Bogota.

***Micronycteris (Micronycteris) minuta* (Gervais, 1856)**

Micronycteris hypoleuca. ALLEN 1900 (1).

Micronycteris minuta. SANBORN 1949 (2).

Bonda (1). Cucuta (2).

***Micronycteris (Xenotenes) hirsuta* (Peters, 1869)**

Xenotenes hirsuta. SANBORN 1932a (1). HERSHKOVITZ 1949 (2).

Mamatoco (1). Villanueva (2).

***Micronycteris (Neonycteris) pusilla* Sanborn, 1949**

Micronycteris (Neonycteris) pusilla. SANBORN 1949 (1).

Cucuta (1). [Tahuapunto (1), à la frontière colombienne, mais au Brésil.]

***Micronycteris (Trinycteris) nicefori* Sanborn, 1949**

Micronycteris (Trinycteris) nicefori. SANBORN 1949 (1).

Cucuta (1).

***Lonchorhina aurita* Tomes, 1863**

Lonchorhina aurita. SANBORN 1949 (1).

Cucuta (1).

***Macrophyllum macrophyllum* (Wied in Schinz, 1821)**

Dolichophyllum macrophyllum. ALLEN 1900 (1).

Bonda (1).

Tonatia bidens (Spix, 1823)

Tonatia bidens. CABRERA 1958 (1).

Colombie (1).

Tonatia minuta Goodwin, 1942

Tonatia minuta. CABRERA 1958 (1).

SW Colombie, régions voisines de l'Equateur (1).

Tonatia s. silvicola (D'Orbigny, 1836)

Chrotopterus auritus. ALLEN 1900 (1).

Chrotopterus colombianus. ANTHONY 1920 (2).

Tonatia amblyotis. THOMAS 1902 (3). GOODWIN 1942 (4). HERSHKOVITZ 1949 (5).

Tonatia silvicola. WENZEL et al. 1966 (6).

Las Marimondas (5). Bonda (1) (4). Puri (6). Bogota (3). Espinal (4). Purificación (4). Natagaima (4). Guaicaramo (4). Guatiquia, rio (2) (4). Los Micos (6). Tahuapunto, en face de (4).

Mimon crenulatum longifolium (Wagner, 1843)

Mimon crenulatum longifolium. HANDLEY 1960 (1).

Tahuapunto (1).

Phyllostomus d. discolor Wagner, 1843

Phyllostomus discolor. TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (1). WENZEL et al. 1966 (2). ARATA et al. 1967 (3). ESSLINGER et al. 1968 (4). ARATA et al. 1968 (5).

Phyllostomus d. discolor. VALDIVIESO et TAMSITT 1962 (6).

Phyllostomus discolor verrucosus. TAMSITT et VALDIVIESO 1964 (7).

Cucuta (2). El Colegio, mesitas d' (6). Girardot (6). Villeta (7). Melgar (1). Mariquita (6). Villavicencio (6). Cali, environs de (4). Buenaventura, environs de (4). SW Colombie, Valle del Cauca (3). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (5).

La plupart des auteurs récents admettent que la sous-espèce qui habite toute l'Amérique du Sud et le Panama est la forme typique, soit *Phyll. d. discolor*.

Phyllostomus elongatus E. Geoffroy, 1810

Phyllostomus elongatus. FURMAN 1966 (1).

Los Micos (1).

Phyllostomus hastatus (Pallas, 1767)**Phyllostomus hastatus panamensis** J. A. Allen, 1904

Phyllostomus hastatus. ALLEN 1900 (1). WENZEL et al. 1966 (2). FURMAN 1966 (3). ARATA et al. 1967 (4). CLARK 1967 (5). ESSLINGER et al. 1968 (6). MARINKELLE et DUARTE 1968 (7). MORALES-ALARCON et al. 1968 (16).

Phyllostomus hastatus subsp. SANBORN 1932a (8). RENJIFO 1948 (9).

Phyllostomus hastatus cauræ (= *caucaæ*). ALLEN 1904a (10). ALLEN 1916b (11).

Phyllostomus hastatus paeze. THOMAS 1924 (12).

Phyllostomus hastatus panamensis. ALLEN 1916b (13). HERSHKOVITZ 1949 (14). VALDIVIESO 1964 (15).

Villanueva (14). Bonda (1). Mamatoco (8). Guaimaral, rio (14). Las Marimondas (14). Norosi (14). Las Campanas (2). Sautata (8). Cucuta (14). Tibu, près de (7). Bogota (12). San Javier (15). Villeta (15). Nilo, près de (5). Villavicencio (9) (14). Argentina Vieja (9). Yurimena, caño (9). Restrepo, salinas Upin (9). Melgar (7). La Macarena, rio Guapaya (3). Pitalito (2). Cali (10). Cali, environs de (6). Buenaventura, environs de (6). Riofrio (11). Novita (13). SW Colombie, Valle del Cauca (4). Guapa (16).

Il est possible que quelques-unes des citations ci-dessus se rapportent en fait à la sous-espèce *curaca* (voir ci-dessous), en particulier la localité de La Macarena.

Phyllostomus hastatus curaca Cabrera, 1917

Phyllostomus hastatus. WENZEL et al. 1966 (1).

Phyllostomus hastatus curaca. CABRERA 1958 (2).

S Colombie (2). Colombie amazonienne (1).

Le matériel de La Macarena, rapporté avec doute dans ce travail à la sous-espèce *panamensis*, a été récolté par von Sneider. Celui de « Colombie amazonienne » sans précision, cité ici comme appartenant à *curaca*, provient aussi de von Sneider. C'est peut-être le même matériel. WENZEL et al. (1966, p. 518) le citent comme « *Phyllostomus hastatus* (subsp. ? *hastatus*) ».

Trachops c. cirrhosus (Spix, 1823)

Trachyops cirrhosus. DOBSON 1878 (1).

Trachops cirrhosus. ALLEN 1900 (2). SANBORN 1932a (3). HERSHKOVITZ 1949 (4).

Trachops c. cirrhosus. MORALES-ALARCON et al. 1968 (5).

Las Marimondas (4). Bonda (2). Guaimaral, rio (4). E, Orinoco (4). Norosi (4). Sautata (3). Bogota (1). Tierrabuena (5). La Palma, Santander (5).

Vampyrum spectrum (Linné, 1758)

Vampyrum spectrum nelsoni. HALL et KELSON 1959 (1).

Boqueron (1).

La sous-espèce *nelsoni* Goldman (1917) a été mise en synonymie de la forme typique par HUSSON (1962).

GLOSSOPHAGINAE

Glossophaga l. longirostris Miller, 1898

Glossophaga longirostris. MILLER 1898 (1). ALLEN 1900 (2). MORALES-ALARCON et al. 1968 (6).

Glossophaga l. longirostris. SANBORN 1932a (3). HERSHKOVITZ 1949 (4). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (5).

Villanueva (4). Bonda (2). Taganga (2). Mamatoco (3). Santa Marta, sierra de (1). Girardot (5). Maicao (6). Riohacha (6). Tierrabuena (6). La Palma, Santander (6).

Glossophaga s. soricina (Pallas, 1766)

Glossophaga soricina. ALLEN 1900 (1). SANBORN 1932a (2). ARATA et al. 1967 (3). ESSLINGER et al. 1968 (4).

Glossophaga s. soricina. ALLEN 1916b (5). ANTHONY 1923 (6). RENJIFO 1948 (7). HERSHKOVITZ 1949 (8). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (9). TAMSITT et VALDIVIESO 1964 (10). VALDIVIESO 1964 (11).

Villanueva (8). Negra, sierra (8). Las Marimondas (8). Bonda (1). Aguachica (2). Guaimaral, rio (8). Guamalito (8). Jaraquiel (2). Choachi, paramo de (6). Girardot (9). Melgar (9). El Colegio, mesitas d' (9). Cachipay (11). La Mesa (11). Santa Marta (10). Restrepo, salinas de Upin (7). Mariquita (9). Riofrio (5). Cali, environs de (4). Buenaventura, environs de (4). SW Colombie, Valle del Cauca (3). Leticia (9).

Lonchophylla robusta Miller, 1912

Lonchophylla robusta. SANBORN 1941 (1). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (2). ARATA et al. 1968 (3).

San Gil (1). Sasaima (1). Melgar (2). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (3).

Anoura brevirostrum Carter, 1968

Anoura brevirostrum. CARTER 1968 (1).

Gramales (1).

Anoura geoffroyi peruana (Tschudi, 1844)

Glossophaga apolinari. ALLEN 1916a (1).

Anoura geoffroyi apolinari. ANTHONY 1923 (2).

Glossophaga longirostris apolinari. CABRERA 1958 (cité).

Anoura geoffroyi peruana. SANBORN 1933 (3). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (4). VALDIVIESO 1964 (5). TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (6).

Anoura geoffroyi. ARATA et al. 1968 (7). ESSLINGER et al. 1968 (8).

Boqueron de San Francisco (1). Bogota, région de (2). Bogota (3). Choachi, paramo de (3). El Colegio, mesitas d' (4). Santandercito (5). Sasaima (5). Sesquilé (5). Zipaquira (5). El Tambo (6). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (7). Cali, environs de (8).

***Anoura caudifer* (E. Geoffroy, 1818)**

Lonchoglossa wiedi. DOBSON 1880 (1).

Lonchoglossa c. caudifera. SANBORN 1941 (2). HERSHKOVITZ 1949 (3).

Anoura caudifer. TAMSITT et VALDIVIESO 1966b (4).

Popayan (1). Cucuta (2). Pueblo Bello (3). Negra, sierra (3). Pacho (4). Coscues (4). Tahuapunto (4).

***Lionycteris spurrelli* Thomas, 1913**

Lionycteris spurrelli. THOMAS 1913a (1).

Condoto (1).

***Choeroniscus godmani* (Thomas, 1903)**

Choeroniscus minor. TAMSITT et al. 1965, part. (1).

Choeroniscus godmani. HANDLEY 1966a (2).

Restrepo (1) (2).

***Choeroniscus minor* (Peters, 1868)**

Choeroniscus minor. VALDIVIESO 1964 (1). TAMSITT et al. 1965, part. (2).

Melgar (1). Entre San Javier et La Mesa (2).

***Choeroniscus periosus* Handley, 1966**

Choeroniscus periosus. HANDLEY 1966a (1).

Raposo, rio (1).

***Leptonycteris nivalis* (Saussure, 1860)**

Leptonycteris nivalis. MARINKELLE et GROSE 1968 (1).

Macaregua (1).

La présence de cette espèce est tout à fait inattendue en Colombie. Récemment, BAKER et COCKRUM (J. Mamm. 47: 330, 1966) ont donné une carte et des indications précises sur la répartition de *Leptonycteris nivalis* et *sanborni*. Aucune des espèces du genre *Leptonycteris* n'a été trouvée jusqu'à présent en Amérique du Sud continentale, ni même plus à l'E que le Mexique en Amérique centrale.

L. curasoe, qui habite les Antilles, est inconnu sur le continent (cf. aussi DAVIS et CARTER, Proc. biol. Soc. Washington 75: 193-198, 1962).

MARINKELLE et GROSE (1968) précisent que leur matériel a été identifié par C. O. Handley. Ils ne pouvaient pas s'adresser à un spécialiste plus compétent. Il faut donc admettre la présence de *L. nivalis* en Colombie. Mais il serait toutefois heureux qu'une nouvelle trouvaille dans la grotte de Macaregua près de San Gil vienne confirmer la chose.

CAROLLIINAE

Carollia castanea H. Allen, 1890

Carollia castanea. HERSHKOVITZ 1949 (1). ARATA et al. 1968 (2).

Tarra, rio (1). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (2).

Carollia p. perspicillata (Linné, 1758)

Carollia breviceauda. DOBSON 1878 (1).

Hemiderma breviceauda. BANGS 1900 (2). ALLEN 1900 (3).

Hemiderma perspicillatum (= *perspicillata*). ALLEN 1904b (4). HAHN 1907 (5). ALLEN 1912 (6). ALLEN 1916b (7). ANTHONY 1923 (8). RENJIFO 1948 (9).

Carollia perspicillata. THOMAS 1926 (10). WENZEL et al. 1966 (11). ARATA et JONES 1967 (12). ARATA et al. 1967 (13). MARINKELLE et GROSE 1968 (14). GROSE et al. 1968 (15). ARATA et al. 1968 (16). ESSLINGER et al. 1968 (17). MORALES-ALARCON et al. 1968 (24).

Carollia p. perspicillata. SANBORN 1932a (18). HERSHKOVITZ 1949 (19). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (20). VALDIVIESO 1964 (21). TAMSITT et al. 1964 (22). TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (23).

Colombie (1). Villanueva (19). Negra, sierra (19). Santa Marta (2). Pueblo Viejo (2). Palomino (2). Bonda (3). Cacagualito (4). Mamatoco (18). Pueblo Bello (19). El Salado (19). Guaimaral, rio (19). El Orinoco (19). Minca (5). Tarra, rio (19). Guamalito (19). Tibu (15). La Playa (7). Norosi (19). Puente Nacional (20). Macaregua (14). Santa Elena (7). Barro Blanco (7). Puerto Valdivia (7). La Frijolera (7). Andagueda (= Andagada) (7). Sautata (= Soatata) (18). Salento (7). Salencio (7). Riofrio (7). San José (6). Raposo, rio (11). Buenaventura, environs de (12) (17). Cali, environs de (17). SW Colombie, Valle del Cauca (13). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (16). Chisquio (23). Munchique (23). El Tambo (23). Gorgona, isla (10). San Agustín, près de (7). Andalucía (7). Melgar (20). Girardot (20). Villeta (21). Bogota (22). Guatiquia, rio (8). La Cuchilla (9). Diablo, cueva del (9). Restrepo, salinas Upin (9). Villavicencio (9) (20). Muralla (7). Leticia (20). Riohacha (24). Tierrabuena (24). Riofuego (24). Yarima (24). La Palma, Santander (24). Peroles (24). Villa Arteaga (24). Murcia, quebrada (24).

Carollia subrufa (Hahn, 1905)

Carollia subrufa. HANDLEY 1966b (1).

« It ranges from western Mexico to Colombia and Venezuela » (1).

Rhinophylla alethina Handley, 1966

Rhinophylla alethina. HANDLEY 1966 (1).

Raposo, rio (1).

STENODERMINAE¹**Sturnira aratathomasi** Peterson et Tamsitt, 1968

Sturnira aratathomasi. PETERSON et TAMSITT 1968 (1).

Pance (1).

Sturnira lilium parvidens Goldman, 1917

Sturnira lilium parvidens. HERSHKOVITZ 1949 (1). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (2).

Sturnira lilium. ARATA et al. 1967 (3). ESSLINGER et al. 1968 (4). ARATA et al. 1968 (5).

Negra, sierra (1). El Colegio, mesitas d' (2). Mariquita (2). Leticia (2). SW Colombie, Valle del Cauca (3). Buenaventura, environs de (4). Cali, environs de (4). Cali, 20 mi. SE de (5).

Sturnira l. ludovici Anthony, 1924

Sturnira lilium bogotensis. SHAMEL 1927 (1).

Sturnira ludovici. HERSHKOVITZ 1949 (2). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (3). VALDIVIESO 1964 (4). ARATA et al. 1968 (5).

Bogota (1). Villavicencio (1). Negra, sierra (2). El Colegio, mesitas d' (3). Puente Nacional (3). Suba (4). SW Colombie, Cauca et (ou) Valle del Cauca (5).

Uroderma bilobatum convexum Lyon, 1902

Uroderma bilobatum. ALLEN 1900 (1). ANDERSEN 1908 (2). ALLEN 1916b (3). HERSHKOVITZ 1949 (4). GUIMARAES et D'ANDRETTA 1956 (5).

Uroderma b. bilobatum. TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (6). VALDIVIESO 1964 (7).

Uroderma bilobatum convexum. DAVIS 1968 (8).

Villanueva (4). Negra, sierra (4). Caracolicito (4). Pueblo Bello (4). Bonda (1). Cacagualito (1). Minca (1). Onaca (2). Guaimaral, rio (4). Guamalito (4). Norosi (4). San Pedro, rio (4). Las Campanas, colosso (5). Santa Elena (3).

¹ Suivant BAKER (Southwest. Nat. 12 (4): 424, 1967), je considère que les Sturnirinae, désignant une sous-famille des Phyllostomatidae, est un synonyme de Stenoderminae.

Melgar (6). El Colegio, mesitas d' (6). Villeta (7). Villavicencio (6). Cali (2). Barbacoas (3). Santa Marta, près de (8).

La localité typique de *convexum* est indiquée par LYON comme « Colon, Colombia ». C'est une erreur, il s'agit de Colon, Panama (cf. DAVIS, 1968: 693).

DAVIS (1968: 696) cite 1 ♂ (AMNH) de « Barbacoas » dans le Guajira. Or, c'est certainement Barbacoas dans le Nariño (cf. ALLEN, 1916b: 194, 226). La localité « Colonia Agriquanicito », que DAVIS (1968: 696) ne peut situer, est très probablement la Colonia Agrícola de Caracolicito, dont on trouve la référence dans HERSHKOVITZ (1949: 442-443).

***Uroderma magnirostrum* Davis, 1968**

Uroderma magnirostrum. DAVIS 1968 (1).

Villeta (1).

***Vampyrops dorsalis* Thomas, 1900**

Vampyrops lineatus. DOBSON 1878 (1). BANGS 1900 (2).

Vampyrops umbratus. LYON 1902b (3). HERSHKOVITZ 1949 (4). ARATA et al. 1968 (5).

Vampyrops dorsalis. ALLEN 1916b (6). SANBORN 1955 (7). BARRIGA-BONILLA 1965 (8).

TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (9). ARATA et al. 1967 (10). ESSLINGER et al. 1968 (11).

ARATA et al. 1968 (5).

? *Vampyrops* ? ANTHONY 1923 (12).

Negra, sierra (4). San Antonio, Magdalena (2) (3). Palomino (2) (3). San Miguel (2) (3). San Sebastian (7). Leiva (8). Bogota (1). Choachi (12). Chisquio (9). Quisquio (9). Munchique (9). SW Colombie, Valle del Cauca (10). Buenaventura, environs de (11). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (5). Ricaurte (= Ricuarte, Ricarte) (6).

Bien que SANBORN (1955: 409) n'ait trouvé aucune différence permettant de séparer *umbratus* de *dorsalis*, qu'il considère donc comme synonymes, quelques auteurs récents (dont ANDREW A. ARATA) admettent les deux espèces dans le SW de la Colombie (cf. ARATA et al. 1968, TESH et al. 1968). Comme aucun argument ne vient soutenir cette notion, je continue ici à suivre les données classiques telles qu'elles ont été définies par le dernier reviseur du genre *Vampyrops*, soit SANBORN (1955).

***Vampyrops helleri* Peters, 1867**

Vampyrops helleri. SANBORN 1955 (1). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (2). ARATA et al. 1967

(3). ESSLINGER et al. 1968 (4). PETERSON 1968 (5). ARATA et al. 1968 (6). MORALES-

ALARCON et al. 1968 (7).

Cacagualito (1). Sasaima (1). El Colegio, mesitas d' (2). Villavicencio (2). SW Colombie, Valle del Cauca (3). Buenaventura, environs de (4). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (6). Mocoa (5). Tierrabuena (7). La Palma, Santander (7).

Vampyrops vittatus (Peters, 1859)

Vampyrops vittatus. ALLEN 1900 (1). SANBORN 1955 (2). ARATA et al. 1968 (3).

Valparaiso (1). Santa Marta (2). Victoria (2). Puerto Valdivia (2). Villavicencio (2). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (3). Ricaurte (= Ricarte) (2). Mecaya, rio (= Macayo) (2).

Vampyrodes major G. M. Allen, 1908

Vampyrodes major. ARATA et al. 1968 (1).

SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (1).

Vampyressa (Vampyressa) pusilla thyone Thomas, 1909

Vampyressa thyone. THOMAS 1909 (1). HERSHKOVITZ 1949 (2). ESSLINGER et al. 1968 (3). ARATA et al. 1968 (4).

Vampyressa pusilla thyone. GOODWIN 1963 (5). TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (6).

Caracolicito (2). Choco (1). Sipí (5). Jimenez (5). La Costa (6). Buenaventura, environs de (3). SW Colombie, Valle del Cauca et Cauca (4). Macarena, serrania de (5).

Vampyressa (Metavampyressa) nymphaea Thomas, 1909

Vampyressa nymphaea. THOMAS 1909 (1). GOODWIN 1963 (2). ARATA et al. 1968 (3).

Novita (1). Andagoya (2). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (3).

C'est peut-être à cette espèce qu'il faut rapporter le *Vampyressa* sp. (nov. sp.?) signalé dans le SW de la Colombie par TESH et al. (1968).

Chiroderma s. salvini Dobson, 1878

Chiroderma salvini. DOBSON 1880 (1). ARATA et al. 1968 (2).

Popayan (1). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (2).

Chiroderma trinitatum gorgasi Handley, 1960

Chiroderma trinitatum gorgasi. BARRIGA-BONILLA 1965 (1).

Mitú (1).

Chiroderma villosum jesupi J. A. Allen, 1900

Chiroderma jesupi. ALLEN 1900 (1).

Cacagualito (1).

Mesophylla macconnelli Thomas, 1901

Ectophylla macconnelli. LAURIE 1955 (1).

« There are specimens from... Colombia in the Brit. Mus. » (1).

Je prends en considération les arguments de STARRETT et CASEBEER (Contr. Sci. Los Angeles Co. Mus. 148, 1968) qui maintiennent les deux genres *Ectophylla* et *Mesophylla*.

***Artibeus concolor* Peters, 1865**

Artibeus concolor. BARRIGA-BONILLA 1965 (1).

Mitú (1). Entre Mitú et el Cerro de Mitú (1).

***Artibeus cinereus bogotensis* Andersen, 1906**

Artibeus quadrivittatus. DOBSON 1880 (1).

Dermanura quadrivittata. BANGS 1900 (2).

Artibeus cinereus bogotensis. ANDERSEN 1906b (3). ANDERSEN 1908 (4). ALLEN 1916b (5).

HERSHKOVITZ 1949 (6). VALDIVIESO 1964 (7). TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (8).

Artibeus cinereus. TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (9). ARATA et al. 1967 (10). ARATA et al. 1968 (11). ESSLINGER et al. 1968 (12).

Pueblo Viejo (2). Curiche (3). Bogota, région de (4). Fomeque (= Tomeque) (5). Sasaima (7). Negra, sierra (6). Puente Nacional (9). Quisquio (8). Popayan (1). SW Colombie, Valle del Cauca (10). Buenaventura, environs de (12). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (11).

***Artibeus toltecus* (Saussure, 1860)**

Artibeus t. toltecus (Saussure, 1860)

Artibeus t. toltecus. DAVIS 1969 (1).

« ...through Panama into Colombia » (1).

Artibeus toltecus ravus (Miller, 1902)

Dermanura rava. BANGS 1905 (1).

Artibeus toltecus ravus. ALLEN 1916b (2).

Gorgona, isla (1). Barbacoas (2). Buenavista (2).

***Artibeus watsoni* Thomas, 1901**

Artibeus watsoni. ALLEN 1916b (1).

Dabeiba (1).

***Artibeus j. jamaicensis* Leach, 1821**

Uroderma planirostris. BANGS 1900 (1).

Artibeus planirostris. ALLEN 1904b (2). RENJIFO 1948 (3).

Artibeus coryi. ALLEN 1890 (4).

Artibeus « *perspicillatus* ». ALLEN 1890, part. (5).

Artibeus j. jamaicensis. ANDERSEN 1908 (6). HERSHKOVITZ 1949 (7). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (8). VALDIVIESO 1964 (9).
Artibeus jamaicensis. TAMSITT et MEJIA (10). ARATA et al. 1967 (11). ESSLINGER et al. 1968 (12). ARATA et al. 1968 (13).

Providencia, isla de (= Old Providence) (6) (10). San Andrés, isla (= St. Andrew) (4) (5) (6). Santa Marta (1). Mamatoco (2). El Salado (7). Guaimaral, rio (7). Girardot (8). Sasaima (9). Argentina Vieja (3). Mariquita (8). SW Colombie, Valle del Cauca (11). Cali, environs de (12). Buenaventura, environs de (12). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (13).

C'est avec quelques doutes que je considère les spécimens du SW de la Colombie (11 et 12) comme appartenant à la sous-espèce *jamaicensis*.

***Artibeus lituratus* (Olfers, 1818)**

***Artibeus lituratus palmarum* Allen et Chapman, 1897**

Artibeus perspicillatus. DOBSON 1878 (1).
Artibeus « *perspicillatus* ». ALLEN 1890, part. (2).
Artibeus femurvillosus. BANGS 1899 (3).
Artibeus palmarum. ALLEN 1900 (4).
Artibeus jamaicensis palmarum. ANDERSEN 1908 (5).
Artibeus jamaicensis aequatorialis. ANDERSEN 1906b (6).
Artibeus jamaicensis lituratus. ANDERSEN 1908 (7).
Artibeus lituratus. ALLEN 1916b (8). RUDNICK 1960 (9). ARATA et al. 1967 (10). ESSLINGER et al. 1968 (11). ARATA et al. 1968 (12). MARINKELLE et DUARTE 1968 (13).
Artibeus lituratus palmarum. HERSHKOVITZ 1949 (14). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (15). TAMSITT et VALDIVIESO 1964, part. (16). VALDIVIESO 1964 (17). TAMSITT et VALDIVIESO 1965 (18). TAMSITT et VALDIVIESO 1966b (19). MORALES-ALARCON et al. 1968 (20).
 Negra, sierra (14). La Concepcion (3) (5). Bonda (4). Pueblo Bello (14). El Salado (14). Caracolicito (14). Tibu, près de (13). Puente Nacional (15). Turbo (9). La Palma, Tolima (13). Mariquita (15). Melgar (15). Andalucia (8). Cali (4) (6) (7). Cali, environs de (11). Buenaventura, environs de (11) (12). SW Colombie, Valle del Cauca (10). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (12). Villavicencio (15). Bogota (1) (2). Bogota, région de (7). Girardot (15). El Colegio, mesitas d' (15). Villeta (16). La Mesa (17). San Javier (17). Sasaima (17). Cachipay (19). Fusagasuga (18). Pacho (18). Tierrabuena (20).

***Artibeus lituratus hercules* Rehn, 1902**

Artibeus lituratus hercules. TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (1). CABRERA 1958 (3).
Artibeus lituratus palmarum. TAMSITT et VALDIVIESO 1964, part. (2).

Leticia (1) (2). S Colombie (3).

TAMSITT et VALDIVIESO (1966b) ont bien mis en évidence les difficultés qu'il y a à reconnaître différentes sous-espèces chez *Artibeus lituratus*. Ils ont tendance

à considérer *hercules* et même *palmarum* comme des synonymes purs de *lituratus*. La seule autre sous-espèce qu'ils admettent comme distincte est *fallax*.

C'est donc très provisoirement, et en suivant les données les plus classiques, que je retiens ici les sous-espèces *palmarum* et *hercules* pour la Colombie. Récemment, GOODWIN (1969: 88) a même proposé que le nom de *palmarum* soit appliqué seulement à la population de Trinidad et îles voisines. Si l'on admet ce point de vue, il faudrait alors trouver un autre nom pour la sous-espèce de la Colombie et de l'ouest du Venezuela, et c'est *femurvillosum* Bangs, 1899, qui aurait la priorité.

Artibeus (Enchisthenes) harti Thomas, 1892

Enchisthenes harti. ARATA et al. 1968 (1). TESH et al. 1968 (2).

SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (1) (2).

Sphaeronycteris toxophyllum Peters, 1882

Sphaeronycteris toxophyllum. SANBORN 1941 (1).

Cucuta (1).

DESMODONTIDAE

Desmodus r. rotundus (E. Geoffroy, 1810)

Desmodus rufus. ALLEN 1900 (1).

Desmodus rotundus. ALLEN 1916b (2). ANTHONY 1923 (3). ARATA et al. (4). ESSLINGER et al. 1968 (5). ARATA et al. 1968 (6). MARINKELLE et GROSE 1968 (7). TESH et al. 1968 (8).

Desmodus r. rotundus. HERSHKOVITZ 1949 (9). RENJIFO 1948 (10). TAMSITT et VALDIVIESO 1962 (11). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (12). VALDIVIESO 1964 (13). TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (14).

Villanueva (9). El Orinoco (9). Bonda (1). Girardot (12). Pubenza (13). Sasaima (13). Tocaima (13). Villeta (13). Diablo, cueva del (10). Macaregua, cave (7). La Ceja (3). Riofrio (2). SW Colombie, Valle del Cauca (4). El Tambo (14). Quisquío (14). Cali, environs de (5). Buenaventura, environs de (5). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (6). Cali, 30 km N (entre Cali et Buga) (8). Pasto (11).

Diaemus y. youngi (Jentink, 1893)

Diaemus youngi. LAY 1962 (1). WENZEL et al. 1966 (2).

Mecaya, rio (1). Raposo, rio (2).

C'est de la TORRE (1956) qui a signalé le premier cette espèce en Colombie, mais sans donner aucune précision de localité (cf. LAY, 1962).

Diphylla ecaudata Spix, 1823

Diphylla ecaudata. ALLEN 1900 (1). RENJIFO 1948 (2). WENZEL et al. 1966 (3).
Cacagualito (1). Diablo, cueva del (2). Restrepo, salinas de Upin (2). Ocoa (2).
Las Pinturas, cerro de (3).

Dans le texte (p. 99), RENJIFO indique bien « La Cueva del Diablo », mais dans le tableau récapitulatif, cette localité est remplacée par « La Cuchilla ».

NATALIDAE

Natalus (Natalus) tumidirostris continentis (Thomas, 1911)

Natalus tumidirostris continentis. GOODWIN 1959 (1).
Natalus tumidirostris. MARINKELLE et GROSE 1968 (2).
Barichara (1). Macaregua, cave (2).

Natalus (Chilonatalus) brevimanus Miller, 1898

Natalus micropus. ALLEN 1890 (1).
Natalus brevimanus. MILLER 1898 (2).
Providencia, isla de (1) (2).

FURIPTERIDAE

Furipterus horrens (F. Cuvier, 1828)

Furipterus torrens (sic.). ALLEN 1916b (1).
Andagueda (= Andagada) (1).

THYROPTERIDAE

Thyroptera discifera major Miller, 1931

Thyroptera discifera. GUIMARAES et D'ANDRETTA 1956 (1).
Thyroptera discifera major. SANBORN 1932a (2). TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (3).
Socorré (1). Rionegro (2). La Costa (3). Colombie (probablement Bonda) (2).

Thyroptera tricolor albiventer (Tomes, 1856)

Thyroptera tricolor. ALLEN 1900 (1). ALLEN 1912 (2).
Thyroptera tricolor albigula. HERSHKOVITZ 1949 (3). HALL et KELSON 1959 (4).
Cacagualito (1). Caracolicito (3). San José (2) (4).

VESPERTILIONIDAE

DOBSON (1880) signale *Vesperugo maurus* B1. [= *Pipistrellus savii* (Bonap.)] à Popayan, Colombie. Il s'agit évidemment d'une erreur, soit d'identification, soit plus probablement d'étiquetage (lieu d'origine).

Myotis albescens (E. Geoffroy, 1806)

Myotis punensis. ALLEN 1914 (1).

Myotis albescens. MILLER et ALLEN 1928 (2). ARATA et al. 1968 (3).

Barbacoas (1) (2). Condoto (2). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (3).

Myotis n. nigricans (Wied in Schinz, 1821)

Vespertilio nigricans. DOBSON 1878 (1). DOBSON 1880 (2).

Myotis nigricans. BANGS 1900 (3). ALLEN 1900 (4). BEQUAERT 1940 (5). WENZEL et al. 1966 (6). MORALES-ALARCON et al. 1968 (18).

Myotis bondae. ALLEN 1914 (7).

Myotis esmeraldae. ALLEN 1914 (8).

Myotis caucensis. ALLEN 1914 (9). ANTHONY 1923 (10).

Myotis n. nigricans. MILLER et ALLEN 1928 (11). SANBORN 1932a (12). RENJIFO 1948 (13).

HERSHKOVITZ 1949 (14). GUIMARAES et D'ANDRETTA (15). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (16). VALDIVIESO 1964 (17).

Santa Marta (3). Palomino (3). Bonda (4) (7) (11). Aguachica (12). La Gloria (14). Norosi (14). Socorré (15). Catival (15). Cucuta (15). Porcesito (5) (15). ? Puerto Valdivia (11). Currulao (15). Juntas de Tamana (9) (11). Andagoya (5). Choco, région du (11). Jimenez (11). Riofrio (9) (11). Popayan (2). Cauca, rio (11). Buenavista (8) (11). San Antonio, Huila (6). La Tagua (15). Villavicencio (13) (15). Navajas, caño (13). Bogota (1). Bogota, région de (10). Bogota, 22 km N (16). El Colegio, mesitas d' (16). San Vicente, Cundinamarca (17). Santa Teresa (18). Pavarandocito (18).

Eptesicus andinus J. A. Allen, 1914

Eptesicus andinus. ALLEN 1914 (1).

Eptesicus brasiliensis andinus. HERSHKOVITZ 1949 (2). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (3).

Negra, sierra (2). Fusagasuga (1). Melgar (3). El Roble (1). Almaguer (1). Las Papas, valle de (1).

Eptesicus brasiliensis melanopterus (Jentink, 1904)

Eptesicus brasiliensis. GUIMARAES et D'ANDRETTA 1956 (1). TESH et al. 1968 (3).

Eptesicus brasiliensis melanopterus. DAVIS 1966 (2).

Catival (1) (2). Bogota, près de (2). El Colegio, mesitas d' (2). Bucaramanga (2).

Espinal (2). Santana (2). El Guamo (2). Boca del Toro (2). Palmira, 6 mi. N (2).

Cali (2). Cali, SW de (3).

Eptesicus furinalis chapmani J. A. Allen, 1915

Eptesicus furinalis chapmani. DAVIS 1966 (1).

Los Micos (1).

Eptesicus fuscus miradorensis (H. Allen, 1866)

Eptesicus fuscus miradorensis. VALDIVIESO 1964 (1). DAVIS 1966 (2). TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (3).

Bogota (1) (2). Pacho (2). Paima (2). Medellin (2). Colombie (3).

Histiotus montanus colombiae Thomas, 1916

Histiotus colombiae. THOMAS 1916 (1).

Histiotus montanus. ESSLINGER et al. 1968 (2). ARATA et al. 1968 (3).

Histiotus montanus colombiae. VALDIVIESO 1964 (4). TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (5).

? *Histiotus* sp. GUIMARAES et D'ANDRETTA 1956 (6).

Choachi (1). Bogota (4). Quisquio (5). El Tambo (5). Cali, environs de (2). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (3). ? Boqueron de San Francisco (6). Catamarca (6).

Rhogeessa parvula minutilla Miller, 1897

Rhogeessa io. THOMAS 1903 (1). OSGOOD 1912 (2).

Rhogeessa parvula minutilla. GOODWIN 1958 (3).

Bogota (1). Cucuta, 10 mi. N (2) (3).

Il est probable qu'il faudra retrancher Bogota comme lieu de provenance de ce *Rhogeessa*. En effet, GOODWIN dans son travail de revision ne fait mention de Bogota (avec un?) que pour un spécimen du British Museum (probablement celui examiné par Thomas) qu'il attribue à *Rhogeessa t. tumida*.

Rhogeessa tumida H. Allen, 1866

Rhogeessa t. tumida H. Allen, 1866

Rhogeessa tumida. HERSHKOVITZ 1949 (1).

Rhogeessa t. tumida. GOODWIN 1958 (2). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (3).

Caracolicito (1). Guaimaral, rio (1) ? Bogota (2). Catival (2). El Colegio, mesitas d' (3).

Pour Bogota, voir remarque à *Rhogeessa parvula minutilla*.

Rhogeessa tumida bombyx Thomas, 1913

Rhogeessa bombyx. THOMAS 1913b (1).

Rhogeessa tumida bombyx. GOODWIN 1958 (2).

Condoto (1) (2).

Lasiurus borealis (Müller, 1776)**Lasiurus borealis bonariensis** Lesson et Garnot, 1826

Lasiurus borealis bonariensis. ORTIZ DE LA PUENTE 1951 (1).

Colombie (1).

Lasiurus borealis frantzi (Peters, 1871)

Lasiurus varius. ANTHONY 1923 (1).

Lasiurus borealis frantzi. HANDLEY 1960 (2).

Bogota, près de (1). Pacho (2). Villavicencio (2).

Lasiurus cinereus villosissimus (E. Geoffroy, 1806)

Lasiurus pallescens. ALLEN 1900 (1).

Lasiurus cinereus villosissimus. SANBORN et CRESPO 1957 (2). TAMSITT et al. 1964 (3).

Bonda (1). Fomeque (2). Choachi (2). Honda (2). Bogota, Santa Isabel (2). Bogota, cerro Monserrate (3).

Lasiurus ega (Gervais, 1856)**Lasiurus e. ega** (Gervais, 1856)

Lasiurus e. ega. BARRIGA-BONILLA 1965 (1).

Losada, rio (1).

Lasiurus ega fuscatus (Thomas, 1901)

Dasypterus ega fuscatus. THOMAS 1901 (1).

Lasiurus ega fuscatus. HANDLEY 1960 (2).

Lasiurus ega. MORALES-ALARCON et al. 1968 (3).

Cauquita, rio (= Cauquete) (1). Cali (2). Pavandocito (3).

Le *Lasiurus ega* de cette dernière localité (3) appartient peut-être à la sous-espèce *panamensis* (Thomas, 1901).

MOLOSSIDAE

Molossops (Molossops) temmincki griseiventer Sanborn, 1941

Molossops temmincki griseiventer. SANBORN 1941 (1). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (2).

Espinal (1). Honda (1). Girardot (2). Melgar (2).

Molossops (Cynomops) p. planirostris (Peters, 1865)

Cynomops planirostris paranus. SANBORN 1941 (1).

Cynomops p. planirostris. HALL et KELSON 1959 (2).

Cucuta (1). Maripa (2).

Tadarida aurispinosa (Peale, 1848)

Tadarida similis. SANBORN 1941 (1).

Tadarida aurispinosa. CARTER et DAVIS (2).

Bogota (1) (2).

Tadarida b. brasiliensis (Is. Geoffroy, 1824)

Tadarida b. brasiliensis. SCHWARTZ 1955 (1).

Tadarida brasiliensis. TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (2). TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (3).

Bogota (1) (2). El Tambo (3).

Tadarida laticaudata (E. Geoffroy, 1805)

Tadarida laticaudata europs (H. Allen, 1889)

Tadarida laticaudata europs. BARRIGA-BONILLA 1965 (1).

Mitú, environs de (1). Mitú, île sur le Vaupés en face de (1).

Tadarida laticaudata macarenensis Barriga-Bonilla, 1965

Tadarida laticaudata macarenensis. BARRIGA-BONILLA 1965 (1).

La Angostura (1). La Macarena, extrémité méridionale de la serranía de (1).

Tadarida macrotis (Gray, 1839)

Promops affinis. ALLEN 1900 (1).

Tadarida macrotis. SANBORN 1932a (2).

Taganga (= Taguaga) (1) (2).

Molossus bondae J. A. Allen, 1904

Molossus bondae. ALLEN 1904a (1). ALLEN 1916b (2). ANTHONY 1923 (3). VALDIVIESO 1964 (4). TAMSITT et VALDIVIESO 1966a (5). ARATA et al. 1968 (6).

Bonda (1). Barbacoas (2). Novita (2). Bogota, région de (3). El Colegio, mesitas d' (4). Colombie (5). Cali, 15 mi, SW (6). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (6).

Molossus m. molossus (Pallas, 1766)

Molossus crassicaudatus. SANBORN 1932a (1).

Molossus m. major. HERSHKOVITZ 1949 (2). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (3). VALDIVIESO 1964 (4).

Molossus major. ESSLINGER 1963 (5). USINGER 1966 (6). ARATA et al. (11).

Molossus obscurus. RENJIFO 1948 (7).

Molossus molossus. TAMSITT et VALDIVIESO 1966b (8). ESSLINGER et al. 1968 (9). ARATA et al. 1968 (10). MORALES-ALARCON et al. 1968 (12).

Jaraquiel (1). El Tambor (1). Aguasblancas (2). Barranquilla (3). El Colegio, mesitas d' (3). San Vicente, Cundinamarca (4). Cali, environs de (5) (9). Cali (10). Vijes, 2 mi. S (6). Argentina Vieja (7). Trinidad (7). Villeta (8). SW Colombie, Valle del Cauca (11). SW Colombie, Valle del Cauca et (ou) Cauca (10). Santa Teresa (12).

***Eumops auripendulus milleri* (J. A. Allen, 1900)**

Eumops milleri. ALLEN 1916b (1).

Eumops abrasus milleri. SANBORN 1932a (2). SANBORN 1932b (3). RENJIFO 1948 (4). HERSHKOVITZ 1949 (5).

Barbacoas (1). Don Diego (2). Honda (3). Argentina Vieja (4). Norosi (5).

***Eumops glaucinus* (Wagner, 1843)**

Promops glaucinus. ALLEN 1904b (1).

Eumops glaucinus. SANBORN 1932b (2). TAMSITT et VALDIVIESO 1963 (3).

Santa Marta (1). Honda (2). Bogota (3).

***Eumops trumbulli* (Thomas, 1901)**

Eumops trumbulli. MARINKELLE 1968 (1).

Puerto Lopez (1).

**CHIROPTÈRES DÉCRITS ORIGINELLEMENT D'APRÈS
DU MATÉRIEL PROVENANT DE COLOMBIE**

Artibeus coryi, sp. n. — J. A. Allen, Bull. amer. Mus. nat. Hist. 3: 173, 1890.
St. Andrews, Carribean Sea.

= *Artibeus j. jamaicensis* Leach, 1821.

Natalus (Chilonatalus) brevimanus, subgen. et sp. n. — Miller, Proc. Acad. Sci. Philadelphia 1898: 328, 1898. Old Providence Island, Carribean Sea.

= *Natalus (Chilonatalus) brevimanus* Miller, 1898.

Glossophaga longirostris, sp. n. — Miller, Proc. Acad. Sci. Philadelphia 1898: 330, 1898. Santa Marta Mountains (near Santa Marta, Colombia).

= *Glossophaga l. longirostris* Miller, 1898.

Artibeus femurvillosum, sp. n. — Bangs, Proc. New Engl. zool. Cl. 1: 73, 1899.
La Concepcion, Sierra Nevada de Santa Marta, Magdalena.

= *Artibeus lituratus palmarum* J. A. Allen et Chapman, 1897.

Chiroderma jesupi, sp. n. — J. A. Allen, Bull. amer. Mus. nat. Hist. 13: 88, 1900.
Cacagualito, Colombia.

= *Chiroderma villosum jesupi* J. A. Allen, 1900.

- Micronycteris hypoleuca*, sp. n. — J. A. Allen, Bull. amer. Mus. nat. Hist. 13: 90, 1900. Bonda.
= *Micronycteris minuta* (Gervais, 1856).
- Promops affinis*, sp. n. — J. A. Allen, Bull. amer. Mus. nat. Hist. 13: 91, 1900. Taguaga (=Taganga).
= *Tadarida macrotis* (Gray, 1839).
- Dasypterus ega fuscatus*, subsp. n. — Thomas, Ann. Mag. nat. Hist. (7) 8: 246, 1901. Rio Cauquete, Cauca River, Colombia.
= *Lasiurus ega fuscatus* (Thomas, 1901).
- [*Uroderma convexum*, sp. n. — Lyon, Proc. biol. Soc. Washington 15: 83, 1902. Colon, Colombia.
= *Uroderma bilobatum convexum* Lyon, 1902.
Colon est au Panama, non en Colombie.]
- Vampyrops umbratus*, sp. n. — Lyon, Proc. biol. Soc. Washington 15: 151, 1902. San Miguel, Colombia.
= *Vampyrops dorsalis* Thomas, 1900.
- Molossus bondae*, sp. n. — J. A. Allen, Bull. amer. Mus. nat. Hist. 20: 228, 1904. Bonda, Santa Marta, Colombia.
= *Molossus bondae* J. A. Allen, 1904.
- Phyllostomus hastatus cauræ* (sic, = *caucæ*), subsp. n. — J. A. Allen, Bull. amer. Mus. nat. Hist. 20: 234, 1904. Cali, upper Cauca Valley, Colombia.
= *Phyllostomus hastatus panamensis* J. A. Allen, 1904.
- Artibeus cinereus bogotensis*, subsp. n. — Andersen, Ann. Mag. nat. Hist. (7) 18: 421, 1906. Curiche, near Bogota. Colombia.
= *Artibeus cinereus bogotensis* Andersen, 1906.
- Vampyressa nymphaea*, sp. n. — Thomas, Ann. Mag. nat. Hist. (8) 4: 230, 1909. Novita, Rio S. Juan, Choco. W. Colombia.
= *Vampyressa nymphaea* Thomas, 1909.
- Lionycteris spurrelli*, gen. et sp. n. — Thomas, Ann. Mag. nat. Hist. (8) 12: 271, 1913. Condoto, Choco, Colombia.
= *Lionycteris spurrelli* Thomas, 1913.
- Rhogeessa bombyx*, sp. n. — Thomas, Ann. Mag. nat. Hist. (8) 12: 569, 1913. Condoto, Choco, Colombia.
= *Rhogeessa tumida bombyx* Thomas, 1913.
- Eptesicus andinus*, sp. n. — J. A. Allen, Bull. amer. Mus. nat. Hist. 33: 382, 1914. Valle de las Papas, Central Andes, Huila, Colombia.
= *Eptesicus andinus* J. A. Allen, 1914.
- Myotis bondae*, sp. n. — J. A. Allen, Bull. amer. Mus. nat. Hist. 33: 384, 1914. Bonda, Santa Marta, Colombia.
= *Myotis n. nigricans* (Wied in Schinz, 1821).

- Myotis caucensis*, sp. n. — J. A. Allen, Bull. amer. Mus. nat. Hist. 33: 386, 1914.
Rio Frio, Cauca River, Colombia.
= *Myotis n. nigricans* (Wied in Schinz, 1821).
- Glossophaga apolinari*, sp. n. — J. A. Allen, Bull. amer. Mus. nat. Hist. 35: 86, 1916. Boqueron de San Francisco, near Bogota, Colombia.
= *Anoura geoffroyi peruana* (Tschudi, 1844).
- Histiotus colombiae*, sp. n. — Thomas, Ann. Mag. nat. Hist. (8) 17: 274, 1916.
Choachi, near Bogota.
= *Histiotus montanus colombiae* Thomas, 1916.
- Chrotopterus colombianus*, sp. n. — Anthony, J. Mammal. 1: 84, 1920. Rio Quatequia, near Bogota, Colombia.
= *Tonatia s. silvicola* (D'Orbigny, 1836).
- Phyllostomus hastatus paeze*, subsp. n. — Thomas, Ann. Mag. nat. Hist. (9) 13: 235, 1924. Bogota.
= *Phyllostomus hastatus panamensis* J. A. Allen, 1904.
- Sturnira lilium bogotensis*, subsp. n. — Shamel, Proc. biol. Soc. Washington 40: 129, 1927. Bogota (Estacion « La Uribe »), Colombia.
= *Sturnira l. ludovici* Anthony, 1924.
- Molossops temmincki griseiventer*, subsp. n. — Sanborn, Field Mus. Pub. Zool. 27: 385, 1941. Espinal, west of Magdalena River on plains of Tolima, Colombia.
= *Molossops temmincki griseiventer* Sanborn, 1941.
- Tadarida similis*, sp. n. — Sanborn, Field Mus. Pub. Zool. 27: 386, 1941. Bogota, Colombia.
= *Tadarida aurispinosa* (Peale, 1848).
- Micronycteris (Trinycteris) nicefori*, subgen. et sp. n. — Sanborn, Fieldiana, Zool. 31: 216, 1949. Cucuta, Colombia.
= *Micronycteris (Trinycteris) nicefori* Sanborn, 1949.
- Diclidurus ingens*, sp. n. — Hernandez-Camacho, Caldasia 7: 87, 1955. Puerto Leguizamo, Intendencia del Caqueta, Colombia.
= *Diclidurus ingens* Hernandez-Camacho, 1955.
- Tadarida laticaudata macarenensis*, subsp. n. — Barriga-Bonilla, Caldasia 9: 249, 1965. La Angostura (I), rive droite du Rio Guayabero, Meta.
= *Tadarida laticaudata macarenensis* Barriga-Bonilla, 1965.
- Choeroniscus periosus*, sp. n. — Handley, Proc. biol. Soc. Washington 79: 84, 1966. Rio Raposo, 27 km S Buenaventura, Departamento de Valle.
= *Choeroniscus periosus* Handley, 1966.
- Rhinophylla alethina*, sp. n. — Handley, Proc. biol. Soc. Washington 79: 86, 1966. Rio Raposo, 27 km S Buenaventura, Departamento de Valle.
= *Rhinophylla alethina* Handley, 1966.

- Sturnira aratathomasi*, sp. n. — Peterson et Tamsitt. Occ. Pap. roy. Ontario Mus. 15: 1, 1968. Pance, 2 km S de, Valle.
= *Sturnira aratathomasi* Peterson et Tamsitt, 1968.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALLEN, J. A. 1890. *Notes on a Small Collection of West Indian Bats, with Description of an apparently New Species*. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 3: 169-173.
— 1900. *List of Bats collected by Mr. H. H. Smith in the Santa Marta Region of Colombia, with Descriptions of New Species*. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 13: 87-94.
— 1904a. *New Bats from Tropical America, with Note on Species of Otopterus*. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 20: 227-237.
— 1904b. *Report on Mammals from the District of Santa Marta, Colombia, Collected by Mr. Herbert H. Smith, with Field Notes by Mr. Smith*. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 20: 407-468.
— 1912. *Mammals from Western Colombia*. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 31: 71-95.
— 1914. *New South American Bats and a new Octodont*. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 33: 381-389.
— 1916a. *New South American Mammals*. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 35: 83-87.
— 1916b. *List of Mammals Collected in Colombia by the American Museum of Natural History Expeditions, 1910-1915*. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 35: 191-238.
ANDERSEN, K. 1906a. *On the Bats of the Genera Micronycteris and Glyphonycteris*. Ann. Mag. nat. Hist. (7) 18: 50-65.
— 1906b. *Brief Diagnoses of a new Genus and Ten new Forms of Stenodermatous Bats*. Ann. Mag. nat. Hist. (7) 18: 419-423.
— 1908. *A monograph of the chiropteran genera Uroderma, Enchisthenes and Artibeus*. Proc. zool. Soc. London 1908: 204-319.
ANTHONY, H. E. 1920. *New Rodents and new Bats from neotropical regions*. J. Mammal. 1: 81-86.
— 1923. *Mammals from Mexico and South America*. Amer. Mus. Novit. 54: 1-10.
ARATA, A. A. et C. JONES. 1967. *Homeothermia in Carollia (Phyllostomatidae: Chiroptera) and the adaptation of poikilothermy in insectivorous northern bats*. Lozania (Acta zool. colomb.) 14: 1-10.
—, J. B. VAUGHN, K. W. NEWELL, R. A. J. BARTH et M. GRACIAN. 1968. *Salmonella and Shigella infections in bats in selected areas of Colombia*. Amer. J. trop. Med. Hyg. 17: 92-95.
—, J. B. VAUGHN et M. E. THOMAS. 1967. *Food habits of certain Colombian bats*. J. Mammal. 48: 653-655.
BANGS, O. 1899. *A new bat from Colombia*. Proc. New Engl. zool. Cl. 1: 73-74.
— 1900. *List of the Mammals collected in the Santa Marta region of Colombia by W. W. Brown, Junr*. Proc. New Engl. zool. Cl. 1: 87-102.
— 1905. *Mammalia*. In: *The Vertebrata of Gorgona Island, Colombia*, by O. Bangs, W. W. Brown, Jr. and Th. Barbour. Bull. Mus. comp. Zool. 46: 89-91.
BARRIGA-BONILLA, E. 1965. *Estudios mastozoológicos colombianos, I. Chiroptera*. Caldasia 9 (43): 241-268.

- BEQUAERT, J. 1940. *Moscas parasitas pupiparas de Colombia y Panama*. Rev. Acad. colomb. Cie. exact. fis. nat. 3 (12): 414-418.
- BORRERO-H., J. A. et J. HERNANDEZ-C. 1957. *Informa preliminar sobre aves y mamíferos de Santander, Colombia*. An. Soc. Biol. Bogota 7: 197-230.
- CABRERA, A. 1958. *Catálogo de los mamíferos de América del Sur*. Rev. Mus. argent. Cie. nat. « Bernardo Rivadavia », Cie. zool. 14 (1).
- CARTER, D. C. 1968. *A new species of Anoura (Mammalia: Chiroptera: Phyllostomidae) from South America*. Proc. biol. Soc. Washington 81: 427-430.
- et W. B. DAVIS. 1961. *Tadarida aurispinosa (Peale) (Chiroptera: Molossidae) in North America*. Proc. biol. Soc. Washington 74: 161-166.
- CLARK, G. M. 1967. *New Speleognathinae from Central and South American Mammals (Acarina; Trombidiformes)*. Proc. helm. Soc. Washington 34: 240-243.
- DAVIS, W. B. 1966. *Review of South American Bats of the Genus Eptesicus*. The Southwest Natur. 11: 245-274.
- 1968. *Review of the genus Uroderma (Chiroptera)*. J. Mammal. 49: 676-698.
- 1969. *A review of the small fruit bats (genus Artibeus) of Middle America*. The Southwest. Natur. 14: 15-29.
- DOBSON, G. E. 1878. *Catalogue of the Chiroptera in the Collection of the British Museum*. London.
- 1880. *On some new or rare Species of Chiroptera in the Collection of the Göttingen Museum*. Proc. zool. Soc. London 1880: 461-465.
- ESSLINGER, J. H. 1963. *Zoonotic filariasis in Colombia: small mammals*. Bull. Tulane Univ. Med. Fac. 23: 3-7.
- , J. B. VAUGHN et A. A. ARATA. 1968. *Filarial infections in Colombian bats*. Bull. Tulane Univ. Med. Fac. 27: 19-22.
- FURMAN, D. P. 1966. *The Spinturnicid Mites of Panama*. Ectoparas. Panama: 125-166.
- GOODWIN, G. G. 1942. *A summary of recognizable species of Tonatia, with descriptions of two new species*. J. Mammal. 23: 204-209.
- 1946. *Mammals of Costa Rica*. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 87: 275-473.
- 1958. *Bats on the genus Rhogeessa*. Amer. Mus. Novit. 1923: 1-17.
- 1959. *Bats of the subgenus Natalus*. Amer. Mus. Novit. 1977: 1-22.
- 1963. *American Bats of the Genus Vampyressa, with the description of a New Species*. Amer. Mus. Novit. 2125: 1-24.
- 1969. *Mammals from the State of Oaxaca, Mexico, in the American Museum of natural History*. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 141: 1-269.
- et A. M. GREENHALL. 1961. *A Review of the Bats of Trinidad and Tobago: descriptions, rabies infection, and ecology*. Bull. amer. Mus. nat. Hist. 122: 187-302.
- GROSE, E., C. J. MARINKELLE et C. STRIEGEL. 1968. *The use of tissue cultures in the identification of Cryptococcus neoformans isolated from Colombian bats*. Sabouraudia 6: 127-132.
- et J. R. TAMSITT. 1965. *Paracoccidioides brasiliensis recovered from the intestinal Tract of three bats (Artibeus lituratus) in Colombia, S.A.* Sabouraudia 4: 124-125.
- GUIMARAES, L. R. et M. A. V. D'ANDRETTA. 1956. *Sinopse dos Nycteribiidae (Diptera) do Novo Mundo*. Arq. Zool. Est. São Paulo 9: 1-184.
- HAHN, W. L. 1907. *A review of the bats of the genus Hemiderma*. Proc. U. S. nat. Mus. 32: 103-118.
- HALL, E. R. et K. R. KELSON. 1959. *The Mammals of North America. Vol. I*. New York.

- HANDLEY, C. O. Jr. 1960. *Descriptions of new bats from Panama*. Proc. U. S. nat. Mus. 112 (3442): 459-479.
- 1966a. *Descriptions of new bats (Choeroniscus and Rhinophylla) from Colombia*. Proc. biol. Soc. Washington 79: 83-88.
- 1966b. *Checklist of the Mammals of Panama*. Ectoparas. Panama: 753-795.
- HERNANDEZ-CAMACHO, J. 1955. *Una nueva especie colombiana del genero Diclidurus (Mammalia: Chiroptera): Diclidurus ingens*. Caldasia 7: 87-98.
- HERSHKOVITZ, P. 1949. *Mammals of northern Colombia. Preliminary report No. 5: Bats (Chiroptera)*. Proc. U. S. nat. Mus. 99 (3246): 429-454.
- HUSSON, A. M. 1962. *The bats of Surinam*. Leiden.
- KOHL, G. M., D. E. SONENSHINE et C. M. CLIFFORD. 1965. *The systematics of the subfamily Ornithodorinae (Acarina: Argasidae). II. Identification of the larvae of the Western Hemisphere and descriptions of three new species*. Ann. entom. Soc. amer. 58: 331-364.
- KOOPMAN, K. F. 1959. *The zoogeographical limits of the West Indies*. J. Mammal. 40: 236-240.
- LAURIE, E. M. O. 1955. *Notes on Some mammals from Ecuador*. Ann. Mag. nat. Hist. (12) 8: 268-276.
- LAY, D. M. 1962. *Seis mamíferos nuevos para la fauna de Mexico*. An. Inst. Biol. Mexico 33: 373-377.
- LYON, M. W. Jr. 1902a. *Description of a new phyllostome bat from the Isthmus of Panama*. Proc. biol. Soc. Washington 15: 83-84.
- 1902b. *Description of a new bat from Colombia*. Proc. biol. Soc. Washington 15: 151-152.
- MARINKELLE, C. J. 1967. *Cimex hemipterus (Fabr.) from bats in Colombia, South America (Hemiptera: Cimicidae)*. Proc. entom. Soc. Washington 69: 179-180.
- 1968. *Eimeria eumops n. sp. from a Colombian Bat Eumops trumbulli*. J. Protozool. 15: 57-58.
- et C. A. DUARTE, R. 1968. *Trypanosoma pifanoi n. sp. from Colombian Bats*. J. Protozool. 15: 621-627.
- et E. GROSE. 1968. *Species of Borrelia from a Colombian Bat (Natalus tumidirostris)*. Nature 218, n° 5140: 487.
- MILLER, G. S. 1898. *Descriptions of five new phyllostome bats*. Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia 50: 326-337.
- et G. M. ALLEN. 1928. *The American Bats of the genera Myotis and Pisonyx*. Bull. U.S. nat. Mus. 144: VIII + 218.
- MORALES-ALARCON, A., E. OSORNO-MESA, C. BERNAL CUBIDES et A. LLERAS PIZARRO. 1968. *Aislamiento de virus rabico de murcielagos en Colombia, S. A.* Caldasia 10: 167-172.
- NICEFORIO MARIA, H. 1947. *Quiropteros de Colombia*. Bol. Inst. La Salle, Bogota 34: 34-47.
- ORTIZ DE LA PUENTE D., J. 1951. *Estudio monografico de los quiropteros de Lima y alrededores*. Publ. Mus. Hist. nat. Javier Prado 7 A: 1-46.
- OSGOOD, W. 1912. *Mammals from Western Venezuela and Eastern Columbia*. Field Mus. nat. Hist. Publ. Zool. 155: 33-66.
- PETERSON, R. L. 1968. *A New Bat of the Genus Vampyressa from Guyana, South America*. Life Sci. Contr. 73: 1-17.

- PETERSON et J. R. TAMSITT. 1968. *A New Species of Bat of the Genus Sturnira (Family Phyllostomatidae) from Northwestern South America*. Life Sci. Occas. Pap. roy. Ontario Mus. 12:1-8.
- RENJIFO SALCEDO, S. 1948. *Contribuciones a la parasitologia Colombiana. I. Parasitos de algunos quiropteros de los llanos orientales*. An. Soc. Biol. Bogota 3: 98-101.
- RUDNICK, A. 1960. *A revision of the mites of the family Spinturnicidae (Acarina)*. Publ. Univ. Calif. Entom. 17: 157-284.
- SANBORN, C. C. 1932a. *Neotropical bats in the Carnegie Museum*. Ann. Carnegie Mus. Pittsburg 21: 171-183.
- 1932b. *The Bats of the Genus Eumops*. J. Mammal. 13: 347-357.
- 1933. *Bats of the Genera Anoura and Lonchoglossa*. Publ. Field Mus. nat. Hist. zool. Ser. 20: 23-27.
- 1937. *American Bats of the Subfamily Emballonurinae*. Publ. Field Mus. nat. Hist. zool. Ser. 20: 321-354.
- 1941. *Descriptions and records of Neotropical Bats*. Publ. Field Mus. nat. Hist. zool. Ser. 27: 371-387.
- 1949. *Bats of the genus Micronycteris and its subgenera*. Fieldiana, Zool. 31: 215-233.
- 1955. *Remarks on the Bats of the Genus Vampyrops*. Fieldiana, Zool. 37: 403-413.
- et J. A. CRESPO. 1957. *El murcielago blanquizco (Lasiurus cinereus) y sus sub-species*. Bol. Mus. argent. Cie. nat. « Bernardo Rivadavia » 4: 1-13.
- SCHWARTZ, A. 1955. *The status of the species of the brasiliensis group of the genus Tadarida*. J. Mammal. 36: 106-109.
- SHAMEL, H. H. 1927. *A new bat from Colombia*. Proc. biol. Soc. Washington 40 à 129-130.
- SMITH, J. D. et H. H. GENOWAYS. 1969. *Systematic status of the Mastiff Bat, Eumops perotis renatae Pirlot, 1965*. Mammalia 33: 529-534.
- SPEISER, P. 1900. *Ueber die Strebliden, Fledermausparasiten aus der Gruppe der pupiparen Dipteren*. Arch. Naturg. 66: 31-70.
- TAMSITT, J. R. 1967. *Altitudinal distribution, ecology, and general life history of bats in the Andes of Colombia*. Year Book of the Amer. philos. Soc. 1966: 372-373.
- , C. A. MEJIA. 1962. *The reproductive status of a population of the neotropical bat, Artibeus jamaicensis at Providencia*. Caribb. J. Sci. 2: 139-144.
- et D. VALDIVIESO. 1962. *Desmodus rotundus rotundus from a high altitude in Southern Colombia*. J. Mammal. 43: 106-107.
- et D. VALDIVIESO. 1963. *Records and Observations on Colombian Bats*. J. Mammal. 44: 168-180.
- et D. VALDIVIESO. 1964. *Informations sur la reproduction des Cheiroptères Phyllostomides de Colombie*. Mammalia 28: 397-402.
- et D. VALDIVIESO. 1965. *Reproduction of the female big fruit-eating bat, Artibeus lituratus palmarum; in Colombia*. Caribb. J. Sci. 5: 157-166.
- et D. VALDIVIESO. 1966a. *Bats from Colombia in the Swedish Museum of Natural History, Stockholm*. Mammalia 30: 97-104.
- et D. VALDIVIESO. 1966b. *Taxonomic comments on Anoura caudifer, Artibeus lituratus and Molossus molossus*. J. Mammal. 47: 230-238.
- , D. VALDIVIESO et J. HERNANDEZ-CAMACHO. 1964. *Bats of the Bogota Savanna, Colombia, with Notes on Altitudinal Distribution of Neotropical Bats*. Rev. Biol. trop. 12: 107-115.

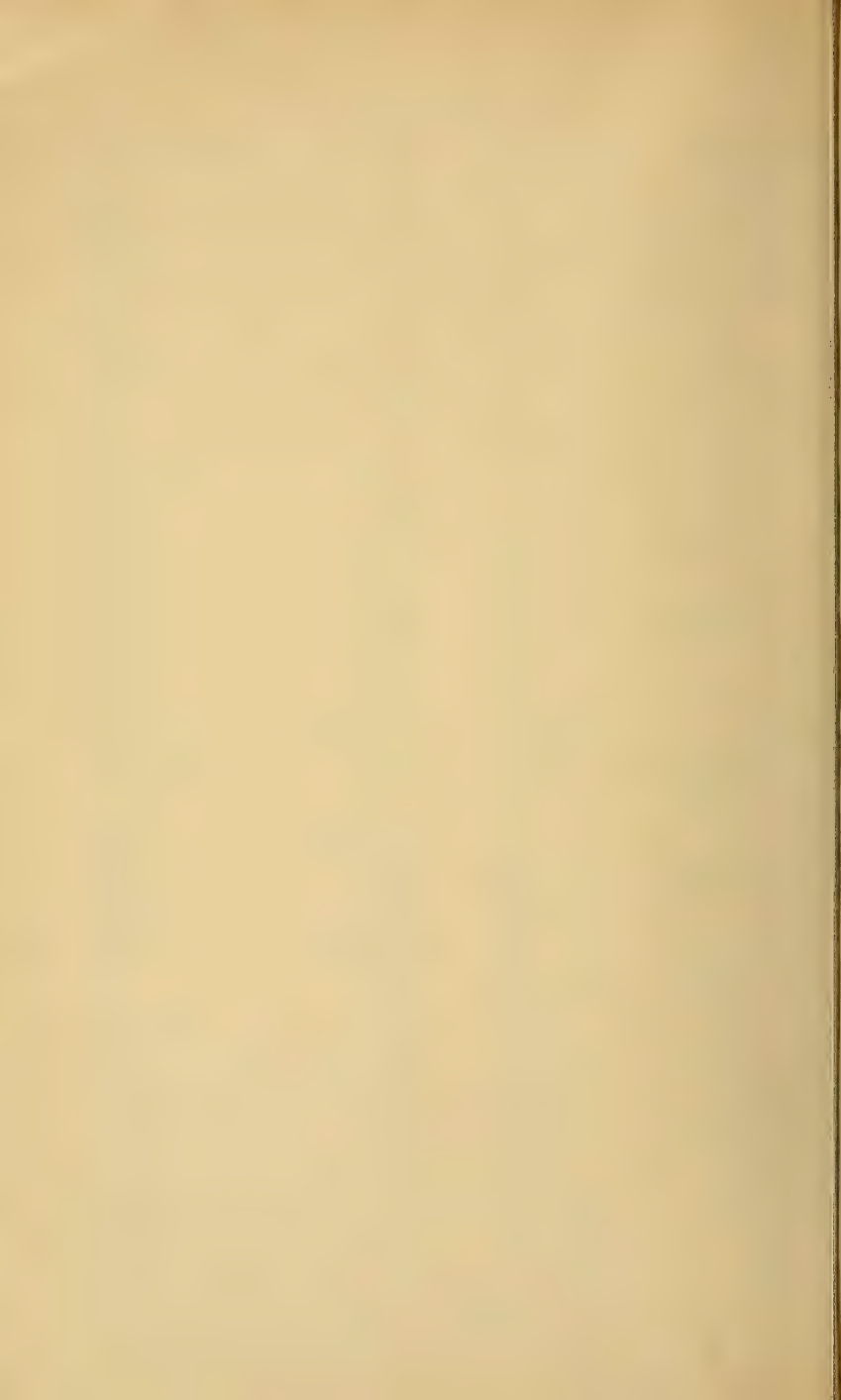
- TAMSITT, D. VALDIVIESO et J. HERNANDEZ-CAMACHO. 1965. *Additional records of Choeromyscus in Colombia*. J. Mammal. 46: 704.
- TESH, R. B., A. A. ARATA et J. D. SCHNEIDAU, Jr. 1968. *Histoplasmosis in Colombian bats : With a consideration of some of the factors influencing the prevalence of natural infection in chiroptera*. Amer. J. trop. Med. Hyg. 17: 102-106.
- THOMAS, O. 1901. *New Neotropical Mammals, with a Note on the Species of Reithrodon*. Ann. Mag. nat. Hist. (7) 8: 246-255.
- 1902. *Notes on the Phyllostomatous Genera Mimon and Tonatia*. Ann. Mag. nat. Hist. (7) 10: 53-54.
- 1903. *Two South-American Forms of Rhogeessa*. Ann. Mag. nat. Hist. (7) 11: 382-383.
- 1909. *Notes on some South-American Mammals, with Descriptions of new Species*. Ann. Mag. nat. Hist. (8) 4: 230-242.
- 1913a. *A new genus of Glossophagine bat from Colombia*. Ann. Mag. nat. Hist. (8) 12: 270-271.
- 1913b. *New Mammals from South America*. Ann. Mag. nat. Hist. (8) 12: 567-574.
- 1916. *Notes on the Bats of the Genus Histiotus*. Ann. Mag. nat. Hist. (8) 17: 272-276.
- 1924. *New South American small Mammals*. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 13: 234-237.
- 1926. *On Mammals from Gorgona Island, with the Description of a new Sloth*. Ann. Mag. nat. Hist. (9) 17: 309-311.
- TORRE, L. de la. 1956. *The dental formula of the bats of the genus Diaemus*. Proc. biol. Soc. Washington 69: 191-192.
- VALDIVIESO, D. 1964. *La fauna quiroptera del Departamento de Cundinamarca, Colombia*. Rev. Biol. trop. 12: 19-45.
- et J. R. TAMSITT. 1962. *First records of the pale Spear-nosed bat in Colombia*. J. Mammal. 43: 422-423.
- WENZEL, R. L., V. J. TIPTON et A. KIEWLICZ. 1966. *The Streblid Bat-flies of Panama (Diptera Calypterae : Streblidae)*. Ectoparas. Panama: 405-675.

INDEX

<i>abrasus</i>	28	<i>bilobatum</i>	17
<i>aequatorialis</i>	21	<i>bogotensis</i> , Artib.	20
<i>affinis</i>	27	<i>bogotensis</i> , Sturnira	17
<i>albescens</i>	24	<i>bombyx</i>	25
<i>albigula</i>	23	<i>bonariensis</i>	26
<i>albiventer</i> , Thyropt.	23	<i>bondae</i> , Molossus	27
<i>albiventris</i> , Noctilio	9	<i>bondae</i> , Myotis	24
<i>albus</i>	9	<i>borealis</i>	26
<i>alethina</i>	17	<i>brasiliensis</i> , Eptes.	24
<i>amblyotis</i>	12	<i>brasiliensis</i> , Tadar.	27
<i>andinus</i>	24	<i>brevicauda</i>	16
<i>Anoura</i>	14, 15	<i>brevimanus</i>	23
<i>apolinari</i>	14	<i>brevirostris</i> , Cormura	8
<i>aratathomasi</i>	17	<i>brevirostrum</i> , Anoura	14
<i>Artibeus</i>	20, 21, 22		
<i>auripendulus</i>	28	<i>canescens</i>	8
<i>aurispinosa</i>	27	<i>canina</i>	8
<i>aurita</i> , Lonchorh.	11	<i>Carollia</i>	16, 17
<i>auritus</i> , Chrotopt.	12	<i>castanea</i>	16
		<i>cauae</i>	13
<i>bidens</i>	12	<i>caucensis</i>	24
<i>bilineata</i>	7	<i>caudifer</i>	15

<i>caudifera</i>	15	<i>gorgasi</i>	19
<i>cauræ</i>	13	<i>griseiventer</i>	26
<i>chapmani</i>	25		
<i>Chilonatalus</i>	23	<i>harti</i>	22
<i>Chilonycteris</i>	9	<i>hastatus</i>	13
<i>Chiroderma</i>	19	<i>helleri</i>	18
<i>Choeroniscus</i>	15	<i>Hemiderma</i>	16
<i>Chrotopterus</i>	12	<i>hercules</i>	21
<i>cinereus</i> , Artib.	20	<i>hirsuta</i>	11
<i>cinereus</i> , Lasiur.	26	<i>Histiotus</i>	25
<i>cirrhosus</i>	13	<i>horrens</i>	23
<i>colombiæ</i>	25	<i>hypoleuca</i>	11
<i>colombianus</i>	12		
<i>concolor</i>	20	<i>ingens</i>	9
<i>continentis</i>	23	<i>io</i>	25
<i>convexum</i>	17		
<i>Cormura</i>	8	<i>jamaicensis</i>	20
<i>coryi</i>	20	<i>jesupi</i>	19
<i>crassicaudatus</i>	27		
<i>crenulatum</i>	12	<i>kappleri</i>	8
<i>curaca</i>	13		
<i>curasoe</i>	16	<i>labialis</i>	9
<i>Cynomops</i>	26	<i>Lasiurus</i>	26
		<i>laticaudata</i>	27
<i>Dasypterus</i>	26	<i>leporinus</i>	9
<i>davyi</i>	10	<i>Leptonycteris</i>	15
<i>Dermanura</i>	20	<i>leptura</i>	8
<i>Desmodus</i>	22	<i>lilium</i>	17
<i>Diaemus</i>	22	<i>lineatus</i>	18
<i>Diclidurus</i>	9	<i>Lionycteris</i>	15
<i>Diphylla</i>	23	<i>litratus</i>	21
<i>Dirias</i>	9	<i>Lonchoglossa</i>	15
<i>discifera</i>	23	<i>Lonchophylla</i>	14
<i>discolor</i>	12	<i>Lonchorhina</i>	11
<i>Dolichophyllum</i>	11	<i>longifolium</i>	12
<i>dorsalis</i>	18	<i>longirostris</i>	14
		<i>ludovici</i>	17
<i>ecaudata</i>	23		
<i>Ectophylla</i>	19	<i>macarenensis</i>	27
<i>ega</i>	26	<i>macconnelli</i>	19
<i>elongatus</i>	12	<i>Macrophyllum</i>	11
<i>Enchisthenes</i>	22	<i>macrophyllum</i>	11
<i>Eptesicus</i>	24, 25	<i>macrotis</i> , Peropt.	8
<i>esmeraldae</i>	24	<i>macrotis</i> , Tadar.	27
<i>Eumops</i>	28	<i>magnirostrum</i>	18
<i>europs</i>	27	<i>major</i> , Molossus	27
		<i>major</i> , Thyropt.	23
<i>fallax</i>	22	<i>major</i> , Vampyrod.	19
<i>femurvillosum</i>	21	<i>maurus</i>	24
<i>frantzi</i>	26	<i>megalophylla</i>	10
<i>furinalis</i>	25	<i>megalotis</i>	10
<i>Furipterus</i>	23	<i>melanopterus</i>	24
<i>fusca</i> , Chilonyct.	9	<i>Mesophylla</i>	19
<i>fuscatus</i>	26	<i>Metavampyressa</i>	19
<i>fuscus</i> , Eptes.	25	<i>mexicana</i>	11
<i>fuscus</i> , Pteronot.	9	<i>Micronycteris</i>	10, 11
		<i>micropus</i>	23
<i>geoffroyi</i>	14	<i>milleri</i>	28
<i>glaucinus</i>	28	<i>Mimon</i>	12
<i>Glossophaga</i>	14	<i>minor</i> , Choeron.	15
<i>godmani</i>	15	<i>minor</i> , Noctilio	9

<i>minuta</i> , <i>Micronyct.</i>	11	<i>rotundus</i>	22
<i>minuta</i> , <i>Tonatia</i>	12	<i>rubiginosa</i>	9
<i>minutilla</i>	25	<i>rufus</i>	22
<i>miradorensis</i>	25		
<i>Molossops</i>	26	<i>Saccopteryx</i>	7, 8
<i>Molossus</i>	27	<i>salvini</i>	19
<i>molossus</i>	27	<i>sanborni</i>	15
<i>montanus</i>	25	<i>savii</i>	24
<i>Mormoops</i>	10	<i>Schizostoma</i>	10
<i>Myotis</i>	24	<i>silvicola</i>	12
		<i>similis</i>	27
<i>naso</i>	7	<i>soricina</i>	14
<i>Natalus</i>	23	<i>spectrum</i>	13
<i>nelsoni</i>	13	<i>Sphaeronycteris</i>	22
<i>Neonycteris</i>	11	<i>spurrelli</i>	15
<i>nicefori</i>	11	<i>Sturnira</i>	17
<i>nigricans</i>	24	<i>subrufa</i>	17
<i>nivalis</i>	15		
<i>Noctilio</i>	9	<i>Tadarida</i>	27
<i>nymphaea</i>	19	<i>temminckii</i>	26
		<i>thyone</i>	19
<i>obscurus</i>	27	<i>Thyroptera</i>	23
		<i>toltecus</i>	20
<i>paeze</i>	13	<i>Tonatia</i>	12
<i>pallescens</i>	26	<i>toxophyllum</i>	22
<i>palmarum</i>	21	<i>Trachops</i>	13
<i>panamensis</i> , <i>Lasiur.</i>	26	<i>Trachyops</i>	13
<i>panamensis</i> , <i>Phyllost.</i>	13	<i>tricolor</i>	23
<i>paranus</i>	26	<i>trinitatum</i>	19
<i>parnelli</i>	9	<i>Trinycteris</i>	11
<i>parvidens</i>	17	<i>trumbulli</i>	28
<i>parvula</i>	25	<i>tumida</i>	25
<i>periosus</i>	15	<i>tumidiceps</i>	10
<i>Peropteryx</i>	8	<i>tumidirostris</i>	23
<i>personatus</i>	10		
<i>perspicillata</i> , <i>Caroll.</i>	16	<i>umbratus</i>	18
<i>perspicillatus</i> , <i>Artib.</i>	20, 21	<i>Uroderma</i>	17, 18, 20
<i>peruana</i>	14		
<i>Phyllostomus</i>	12, 13	<i>Vampyressa</i>	19
<i>Pipistrellus</i>	24	<i>Vampyrodes</i>	19
<i>planirostris</i> , <i>Artib.</i>	20	<i>Vampyrops</i>	18, 19
<i>planirostris</i> , <i>Moloss.</i>	26	<i>Vampyrum</i>	13
<i>Promops</i>	27, 28	<i>varius</i>	26
<i>psilotis</i>	10	<i>verrucosus</i>	12
<i>Pteronotus</i>	10	<i>Vespertilio</i>	24
<i>punensis</i>	24	<i>Vesperugo</i>	24
<i>pusilla</i> , <i>Micronyct.</i>	11	<i>villosissimus</i>	26
<i>pusilla</i> , <i>Vampyressa</i>	19	<i>villosus</i>	19
		<i>vittatus</i>	19
<i>quadrivittatus</i>	20		
		<i>watsoni</i>	20
<i>ravus</i>	20	<i>wiedi</i>	15
<i>Rhinophylla</i>	17		
<i>Rhogeessa</i>	25	<i>Xenotenes</i>	11
<i>Rhynchiscus</i>	7		
<i>Rhynchonycteris</i>	7	<i>youngi</i>	22
<i>robusta</i>	14	<i>zapar-</i>	9



Verfolgung von Brieftauben im Helikopter *

von

G. WAGNER

3045 Meikirch/BE

Mit 5 Abbildungen

I. EINLEITUNG

Wenn man Brieftauben einzeln oder im Schwarm an irgendeinem Punkt ausserhalb ihres vertrauten Schlagbezirkes freilässt, so schlagen sie nach kürzeren oder längeren Orientierungsflügen am Auflassort eine Flugrichtung ein, die mit der Heimrichtung durchaus nicht übereinzustimmen braucht. Sie verschwinden schon nach 1-2 km aus der Sicht des Beobachters und treffen früher oder später im Heimatschlag ein. Bekannt sind also lediglich Auflassort und -zeit, allenfalls die Verschwinderichtung, sowie die Ankunftszeit im Schlag. Aus diesen Daten ergibt sich die Flugzeit, aus der sich — auf die Gerade Auflassort — Schlag bezogen (wir nennen sie im folgenden „Leitgerade“) — eine mittlere Flugeschwindigkeit berechnen lässt. Diese ist bei den von den Brieftaubenzüchtern durchgeführten Wettflügen massgebend für die Aufstellung der¹ Rangliste. Gute Geschwindigkeiten liegen über 1000 m/Min., d.h. über 60 km/Std. Dies entspricht ungefähr der mittleren Flugeschwindigkeit einer Taube. Die Tiere können bei solchen Leistungen keine grossen Umwege geflogen sein. Doch kommen auch sehr viel kleinere Heimkehrgeschwindigkeiten bzw. viel grössere Flugzeiten vor.

Wo fliegen die Tauben durch? Wie bringen es die „guten“ fertig, die Leitgerade einzuhalten und was veranlasst die „schlechten“, von der Leitgeraden abzuweichen? Ist es lediglich mangelhafte „Navigation“, oder sind äussere Störfaktoren, z.B. topographische oder meteorologische Einwirkungen im Spiel?

In der von uns begonnenen Versuchsreihe soll in erster Linie die Wirksamkeit topographischer Faktoren geprüft werden. Dies geschieht einerseits durch das

* Ausgeführt mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

Beobachten des Orientierungsverhaltens der Tauben am Auflassort (vgl. WAGNER 1967, HIRSIGER und WAGNER 1967). Bei dieser Methode kann mit Einzelauflassungen auf statistischer Basis gearbeitet werden, indem jede abfliegende Taube eine oder mehrere Informationen liefert. Die Methode gibt jedoch keine Aufschlüsse darüber, welchen Weg die Tauben nach dem Verschwinden aus dem Gesichtskreis einschlagen.

Um den wirklichen Flugweg zu ermitteln, sind Versuche nötig, bei denen die Tauben auf ihrem Heimflug direkt oder indirekt verfolgt werden können. Dies ist ohne riesigen Aufwand nicht auf statistischer Basis, sondern immer nur in Einzelfällen möglich. Verschiedene Autoren haben schon derartige Versuche durchgeführt. MATTHEWS 1968 schreibt darüber:

„Individual Pigeons have invariably proven to be too difficult targets to follow long, but several workers have had varying success with small flocks (YEAGLEY, 1951; MATTHEWS, 1951; GRIFFIN, 1952; HITCHCOCK, 1952, 1955). No very clear picture emerged from these attempts. Sometimes exploratory flights were apparent, at others more directed tracks resulted. Often topographical lines, of railways, roads or lake shores, diverted the birds much as leading-lines affect the standard directions of migrants. But it was by no means certain that the Pigeons were unaffected by having an airplane closely following on their heels.“ (p. 71).

GRIFFIN 1964 beschreibt anschaulich die Schwierigkeiten der Verfolgung von Vögeln mit Tragflächenflugzeugen, die schneller fliegen als die Vögel und daher dauernd Kreise ziehen müssen, wobei die Vögel sehr leicht aus der Sicht verloren werden.

Diese Schwierigkeit verschwindet bei der Methode des radio tracking, welche MICHENER und WALCOTT 1967 erstmals auf Tauben anwendeten: Sie rüsteten die Tauben mit einem Miniatursender aus und verfolgten sie in grösserer Entfernung mit einem Flugzeug, in das ein Peilempfänger eingebaut war. Auf diese Weise wurde es möglich, den vollständigen Heimflugweg von Einzelindividuen zu verfolgen. Die Methode hat jedoch den Nachteil, dass sie keine direkten Beobachtungen über das Verhalten der Tauben erlaubt.

Die Methode der Verfolgung im Helikopter vermeidet beide Nachteile: sie ermöglicht eine dauernde direkte Verfolgung der Tauben mit ihrer eigenen Flugeschwindigkeit und zugleich eine dauernde Beobachtung ihres Verhaltens, sei es von Einzeltieren oder des Verhaltens in Verbänden. Zudem sind mit Hilfe des Helikopters genaue Messungen über Flughöhe und -geschwindigkeit, über Steig- und Sinkgeschwindigkeit usw. möglich.

Unsere Versuche entsprangen vor allem dem Wunsche, den Weg heimkehrender Tauben im Gebirge zu verfolgen. Die schweizerischen Taubenzüchter führen jedes Jahr einen Wettflug mit Start in Chiasso oder Mendrisio durch, bei dem die Tauben den ganzen Alpenwall zu überqueren haben. Gute Flieger erreichen

bei schönem Wetter regelmässig auch hier mittlere Heimkehrgeschwindigkeiten von über 1000 m/Min. Wiederholte Anstrengungen in den Jahren 1967 und 1968, den Durchflug der Tauben in der Leventina und am Gotthard in der kritischen Zeit vom Boden aus zu beobachten, führten zu keinem Ergebnis. Eine direkte Verfolgung durch die Luft erwies sich zur Ermittlung des effektiven Flugweges als unerlässlich. Da auch der Brieftaubendienst der Armee an unseren Versuchen interessiert ist, erhielten wir für das Jahr 1969 von der Abteilung für Flugwesen und Fliegerabwehr zehn Helikopterflugstunden zur Durchführung von Verfolgungsflügen zugesprochen.

II. MATERIAL UND METHODE

Die Flüge konnten am 15., 16. und 17. Juli 1969 programmgemäss mit einem Helikopter vom Typ „Alouette III“, der von Godi Amsler sicher pilotiert wurde, bei schönstem Wetter durchgeführt werden. Um die Methode zu erproben und Erfahrungen zu sammeln, wurden zuerst zwei Versuche im schweizerischen Mittelland angelegt, bevor wir uns an eine alpine Strecke wagten. Es wurden Tauben aus den folgenden Schlägen verwendet: A. Hollenstein, Bettwiesen TG; G. Morf, Wangen ZH; W. Leuenberger, Ursenbach BE; E. Keller, Schalchen ZH; Dr. med. P. Brücker, Tiefencastel GR. Es handelte sich durchwegs um geübte belgische Reisetauben aus wohl selektionierten Zuchten, jedoch mit unterschiedlichem Trainingszustande.

Um die zur Verfügung stehenden Helikopterflugstunden maximal auszunutzen, wurden alle Versuche so angelegt, dass wir jeweils Tauben von einem entfernten Schlag auf dem Flugplatz Dübendorf zur Verfolgung freiliessen und gleichzeitig Tauben aus der Nähe von Dübendorf an Bord nahmen, um sie auf dem Rückweg zu verfolgen.

Damit wir die Tauben möglichst sicher im Auge behalten konnten, liessen wir jeweils Kollektive von 10-30 Tauben aus einem Schlag gleichzeitig fliegen. Die Helikopter-Verfolgungsmethode bewährte sich ausgezeichnet. Auch kleine und kleinste Schwärme konnten sicher verfolgt werden; bei einem Versuch (Nr. 2A) verfolgten wir, nachdem sich der Schwarm völlig aufgelöst hatte, während langer Zeit nur noch eine einzige Taube.

Die Tauben liessen sich durch die Maschine so wenig stören, dass wir ihnen dicht aufgeschlossen folgen konnten, bald über, bald unter ihnen fliegend. Im Mittel hielten wir eine Entfernung von 100-200 m inne, kamen jedoch öfters bedeutend näher an sie heran. Erst wenn die Entfernung auf etwa 10 m sank, zeigten die Tauben Ausweichreaktionen.

Diese Beobachtung stimmt gut mit der Feststellung von GRIFFIN 1964 überein, dass sich Möwen, *Tauben* und Tölpel, im Gegensatz zu Gänsen, durch ein sie

TABELLE 1

Übersicht über die durchgeführten Verfolgungsflüge

Flug Nr.	1 A	1 B	2 A	2 B	3 A	3 B
Datum	15.7	15.7	16.7	16.7	17.7	17.7
von	Dübendorf	Bettwiesen	Dübendorf	Ursenbach	Dübendorf	Samedan
nach	Bettwiesen	Wangen	Ursenbach	Schalchen	Tiefencastel	Bettwiesen
Distanz	33 km	32 km	72 km	85 km	110 km	125 km
Wind	ca. 9 km/ Std. gegen	ca. 6 km/ Std. mit	ca. 7 km/ Std. mit	ca. 5 km/ Std. gegen	ca. 9 km/ Std. von rechts	ca. 9 km/ Std. von rechts
Anzahl T zu Beginn	20	10	24	30	27	24
Anzahl T am Ende	17	2	1	6	13	11
effektiv geflogene Strecke	45 km	43 km	135 km (aufgege- ben)	146 km	70 km (gelandet)	125 km (gelandet)
Flugzeit	38 Min.	35 Min.	115 Min. (aufgege- ben)	138 Min.	60 Min. (gelandet)	93 Min. (gelandet)
Mittlere Geschwin- digkeit	72 km/Std.	74 km/Std.	70 km/Std.	63 km/Std.	70 km/Std.	80 km/Std.
Strecken- quotient ¹	1,4	1,35	(2,1)	1,7	—	—
mittlere Abwei- chung von L ²	1,4 km 4%	3,6 km 11%	8 km 11%	5 km 6%	12 km 11%	2,8 km 2,2%
maximale Abwei- chung von L	3 km 9%	8,5 km 27%	21 km 29%	13 km 15%	22 km 20%	7 km 6%

¹ Streckenquotient = $\frac{\text{Geflogene Streike}}{\text{Kürzeste Streike}}$
² L—Leitgerade=Gerade Auflassort-Schlag

verfolgendes Flugzeug nicht stören lassen, es sei denn, man fliege näher als 60 m heran.

Der Helikopter erwies sich also auch in dieser Beziehung gegenüber dem Flächenflugzeug als überlegen: er wirkt vermutlich, da er eine mehr oder weniger konstante Entfernung einhält, für die Tauben als relativ ruhender Körper, an den sie sich sehr schnell gewöhnen. Im Gebirge ist der Helikopter wohl überhaupt das einzige mögliche Mittel, um die Tauben auf ihren Flügen längs von Gräten und Felsabstürzen und bis in kleine Geländenischen hinein zu verfolgen, was allerdings an das Können des Piloten zeitweise hohe Anforderungen stellt.

Für ihr grosszügiges Entgegenkommen sowie für ihre Mithilfe bei den Versuchen möchte ich folgenden Personen meinen besten Dank aussprechen:

Herrn Oberstkorpskommandant Erich Studer, Waffenchef der Flieger- und Fliegerabwehrtruppen

Herrn Oberstkorpskommandant Honegger, Waffenchef der Uebermittlungstruppen

Herrn Major Kolb, Chef des Leichttransportflugwesens EMD

Herrn Adj. Uof. Hans Berger, Chef des Brieftaubendienstes EMD

Herrn Adj. Uof. Gottlieb Amsler, Pilot

den oben genannten Besitzern der Brieftaubenschläge sowie meinem ständigen Mitarbeiter Ulrich Engel.

III. BESCHREIBUNG DER EINZELNEN FLÜGE

1. *Verfolgungsflug Nr. 1A* — 15. Juli 1969, 11.00 bis 11.38 Uhr.

Dübendorfzh — Bettwiesen TG, 33 km, Az. 68° (vgl. Abb. 1).

- a) *Wetter* : Wolkenlos, aber stark dunstig, Sicht maximal 20 km, Temp. 22°, Baro. red. 768 mm Hg, Wind ca 2,5 m/Sek. aus NE.
- b) *Versuchstauben* : 20 ein- und mehrjährige, geübte, aber nicht richtungsstrainierte Wettflugtauben, geflogen sowohl aus N (bis 500 km) wie aus SW (bis 250 km).
- c) *Schwarmverhalten* : Der Schwarm blieb während des ganzen Fluges bemerkenswert geschlossen. Nur 3 Tauben sprengten ab.
- d) *Allgemeine Flugrichtung und Flugzeit* : Die Tauben verliessen den Auflassplatz mit einer Flugrichtung, die um ca 45° von der Heimrichtung abwich. Sie korrigierten den Kurs jedoch schon nach 4 km Flugstrecke (B in Abb. 1), drehten nach 6 km gegen den Auflassplatz zurück (C), schnitten nach 9 km Flugstrecke die Leitgerade (D), welche sie nach ca 20 km Flugstrecke wieder erreichten (E), um von da in gutem Heimkurs weiterzufliegen. Erst kurz vor dem Erreichen des Schlages (F) wurde nochmals eine Schleife gezogen.

In Wirklichkeit war der Flugweg noch stärker gebogen, als es auf der Kartenskizze Abb. 1 zum Ausdruck kommt. Nirgends gab es geradlinige Strecken von mehr als ca 2 km Länge.

Die maximale Abweichung von der Leitgeraden betrug nur 3 km oder 9% ihrer Länge, die mittlere Abweichung (Betrag) war 1,4 km



ABB. 1

Flugwege bei den Versuchen Nr. 1A und 1B¹. A1, Z1 und A2, Z2 bedeuten Auflassort und Ziel (Schlag) von Versuch 1A bzw. 1B, L1 und L2 die beiden Leitgeraden. Weitere Erklärungen im Text. Aequidistanz der Höhenkurven 100 m.

oder 4,2%. Die effektiv geflogene Strecke betrug 45 km, das Verhältnis $\frac{\text{effektiv geflogene Strecke}}{\text{kürzeste Strecke}} = \text{Streckenquotient}$ (wir verwenden diesen Ausdruck

in Anlehnung an den von MICHENER und WALCOTT eingeführten Begriff „length ratio“) betrug 1,4, die Flugzeit 38 Min. Auf die effektiv geflogene Strecke bezogen (45 km) gibt dies eine mittlere Geschwindigkeit von ca 1200 m/Min. oder 72 km/Std., auf die kürzeste Strecke (33 km) bezogen 870 m/Min. oder 52 km/Std.

- e) *Verhalten zum Gelände*: Die Tauben flogen auf der ganzen Strecke ausserordentlich niedrig, direkt über dem Gelände oder den Tannenwipfeln bis maximal ca 30 m Höhe. Sie zeigten eine auffällige Vorliebe für Wälder und folgten insbesondere Waldhängen. Auch liessen sich die Tauben durch kleine ländliche Ortschaften anziehen. Beides ist begreiflich aus der Tatsache,

¹ Alle Kartenausschnitte reproduziert mit Bewilligung der Eidg. Landestopographie vom 18. August 1969.

dass sich der Schlag in einem kleinen Bauerndorf befindet, in dessen unmittelbarer Nähe ein Waldhügel liegt.

Durch dieses Verhalten wurden im Kleinen viele Schleifen und gelegentlich enge Kreise geflogen, wobei jedoch immer wieder in die allgemeine Heimrichtung eingeschwenkt wurde. Grosse topographische Leitlinien wurden nirgends verfolgt. Die beiden Täler, welche angenähert rechtwinklig zur Heimrichtung verlaufen, bewirkten wohl eine vorübergehende Aenderung des Kurses, wurden jedoch bald wieder verlassen, das Kempttal nach 1,5 km, das grössere und tiefer eingeschnittene Tösstal nach ca 3 km.

Besondere Erwähnung verdient die Tatsache, dass die Tauben noch in den letzten 2 km durch ein Wäldchen von der Schlagrichtung stark abgelenkt wurden. Erst der letzte Kilometer war direkt auf den Schlag gerichtet.

2. *Verfolgungsflug Nr. 1 B* — 15. Juli 1969, 14.36 bis 15.11 Uhr.

Bettwiesen TG — Wangen ZH, 32 km, Az. 248° (vgl. Abb. 1).

a) *Wetter* : Wie bei Flug Nr. 1A, jedoch noch wärmer (27°) und Sicht etwas besser (ca 30 km).

b) *Versuchstauen* : 10 erfahrene Wettflugtauben, einige trainiert aus Osten bis 400 km, einige aus Westen bis 250 km, 3 Stück noch nicht geflogen.

c) *Schwarmverhalten* : Bei der Auflassung formierte sich trotz dem Massenstart kein geschlossener Schwarm, sondern es bildeten sich Gruppen von 1-3 Tauben. Wir folgten im Helikopter einer Dreiergruppe, welche auf halbem Weg auf 2 Stück schrumpfte. Leider wissen wir nicht, welches der Trainingszustand der von uns verfolgten Tiere war.

d) *Allgemeine Flugrichtung und Flugzeit* : Nach dem Abflug schlugen die Tauben eine Richtung ein, welche um 100° nach rechts von der Heimrichtung abwich. Der Kurs wurde aber schon nach 3 km korrigiert (G) und für die nächsten 15 km eine Richtung eingeschlagen, welche noch um 30° von der Heimrichtung abwich. Dann erfolgte eine weitere Korrektur (H), welche die Tauben auf fast genauen Heimkurs brachte (mittlere Abweichung 5°). Auf genaue Schlagrichtung wurde wie beim Flug Nr. 1A erst ca 1,5 km vor dem Ziel eingeschwenkt (K).

Der Flugweg weicht mit maximal 8,5 km oder 27% wesentlich mehr von der Leitgeraden ab als beim Flug Nr. 1A. Die mittlere Abweichung beträgt 3,6 km oder 11%. Trotzdem ist die geflogene Strecke mit ca 43 km nicht länger als beim Flug Nr. 1A, da im Kleinen weniger Bogen und Schleifen geflogen wurden. Die Flugzeit war mit 35 Min. sogar etwas kürzer als bei Nr. 1A, was durch den schwachen Rückenwind verständlich

ist. Die mittlere Fluggeschwindigkeit betrug, auf die geflogene Strecke bezogen, 1230 m/Min. oder 74 km/Std, auf die kürzeste Strecke bezogen 914 m/Min. oder 55 km/Std. Der Streckenquotient beträgt $\frac{43 \text{ km}}{32 \text{ km}} = 1,35$.

e) *Verhalten zum Gelände.*

Flughöhe : Im Gegensatz zu den Tauben von Flug Nr. 1A stiegen die Vögel bei diesem Flug nach dem Start schnell in die Höhe und hielten während des ganzen Fluges eine Höhe von 200-300 m über Grund.

Topographische Leitlinien traten noch weniger in Erscheinung als beim Flug Nr. 1A. Einzig eine geringe Aenderung des Kurses beim Erreichen der Autobahn Winterthur-St. Gallen, der die Tauben etwa 2 km weit folgten, könnte als Leitlinienwirkung gedeutet werden. Eine Vorliebe für Wälder trat diesmal kaum in Erscheinung, was bei den an die weite Ebene von Wangen-Dübendorf gewohnten Tauben auch nicht zu erwarten ist.

3. *Verfolgungsflug Nr. 2 A* — 16. Juli 1969, 10.15 bis 12.10 Uhr.
Dübendorf — Ursenbach BE, 72 km, Az. 246° (vgl. Abb. 2).

- a) *Wetter* : Wolkenlos, aber stark dunstig, Sicht nur ca 15 km, Temp. ca 25°, Baro red. 767 mm Hg, Wind ca 2 m/Sek. aus NE.
- b) *Versuchstauben* : 24 ein- bis achtjährige Tauben, welche 1969 erst 2 Flüge aus SW absolviert hatten (15 und 30 km), also schwach richtungstrainiert waren aus der Gegenseite (1968 waren sie aus West und Süd geflogen).
- c) *Schwarmverhalten* : Die 24 Tauben bildeten nach dem Start sofort einen geschlossenen Schwarm. Ueber Rüti teilte er sich auf: wir verfolgten den grösseren Schwarm von 13 Stück. Ueber dem Albispass zerstreute sich der Schwarm erneut; wir folgten einer Gruppe von 7 Stück, die kurz darauf auf 6 abfiel. Beim Ueberqueren des Lindenberges teilte sich der Schwarm wiederum in 3 + 3 Tauben. Die Dreiergruppe, der wir folgten, löste sich bei der Waldkrete jenseits des Hallwilersees in 1 + 1 + 1 Tauben, jedoch fanden sich nach kurzer Zeit alle 3 nochmals zusammen. Erst beim nächsten Waldhang jenseits von Reinach löste sich die Gruppe erneut auf, und wir verfolgten fortan noch eine einzige fahle Taube.

Es war durchaus auffällig, dass sich die Aufteilung des Schwarmes immer an topographisch kritischen Orten ereignete: Bei der grossen Wendung vor der Ortschaft Rüti, beim Ueberqueren des Albispasses, bei Ueberqueren des Lindenberges, bei zwei weiteren Waldkreten im Aargau.

Wichtig war für uns bei diesem Flug die Feststellung, dass auch die Verfolgung einer einzelnen Taube mit dem Helikopter leicht möglich ist.

- d) *Allgemeine Flugrichtung und Flugzeit* : Der Abflug vom Auflassplatz erfolgte in einer um 135° falschen Richtung nach SE. Nach 10 km, beim Erreichen des Pfäffikersees (B in Abb. 2), wurde der Kurs um ca 90° in der guten Richtung korrigiert, jedoch nur für eine Strecke von ca 13 km bis zum Erreichen des Zürichsees. Dieser bewirkte erneut eine Ablenkung um ca 110° in falscher Richtung (C). Die letzte grosse Wendung erfolgte nach 30 Min. Flugzeit vor Rüti, 20 km vom Auflassplatz entfernt (D). Die Tauben flogen jetzt in allgemeiner Richtung gegen den Auflassplatz zurück, allmählich auf gute Richtung drehend. Ueber dem Zollikerberg (E) wurde nach 50 Min. Flugzeit und einer zurückgelegten Strecke von ca 65 km endgültig auf Heimkurs eingeschwenkt. Leider musste die Verfolgung im Helikopter 14 km vor dem Ziel wegen Brennstoffmangels aufgegeben werden (E).

Die maximale Abweichung von der Leitgeraden betrug in diesem Falle 21 km oder 29 %, der Streckenquotient (das nicht verfolgte Endstück als geradlinig angenommen) $\frac{150 \text{ km}}{72 \text{ km}} = 2,1$.

Die *Flugzeit* der von uns verfolgten fahlen Taube betrug für die 135 km lange verfolgte Strecke 115 Min., was einer mittleren Geschwindigkeit von 1170 m/Min. oder 70 km/Std. entspricht. Auf die kürzeste Strecke bezogen ergibt sich jedoch nur eine mittlere Reiseleistung von 550 m/Min. oder 33 km/Std. (gesamte Flugzeit mit 130 Min. angenommen). Möglicherweise waren andere Tauben schneller als die von uns verfolgte. Festgestellt wurde lediglich, dass um 12.30 Uhr, also 25 Min. nach der Aufgabe unserer Verfolgung, schon 13 von den eingesetzten Tauben im Schlage waren.

- e) *Verhalten zum Gelände* :

Flughöhe : Die Tauben flogen auf der ganzen Strecke niemals höher als 200 m über Grund. Sie überquerten das Reusstal in 110 m Höhe, das Seetal in 140 m Höhe, das Suhrental in 250 m Höhe, das Wiggertal in 200 m Höhe. Über den Hängen und Waldkreden lag die Flughöhe im allgemeinen zwischen 0 und 30 m. Oefsters flogen die Tauben zwischen Tannenwipfeln durch und um Waldkuppen herum.

Topographische Einflüsse waren offenkundig und in reicher Zahl vorhanden: *Wälder*, insbesondere Waldkuppen von 100-200 m Ueberhöhung, wirkten anziehend auf die Tauben. Die hohe, bewaldete und steil abfallende Albiskette mit 400 m Ueberhöhung gegenüber dem Zürichsee wirkte dagegen als kräftige Barriere: die Tauben liessen sich durch sie um ca 70° von ihrem Kurs ablenken (F). Sie folgten, langsam steigend, dem steilen Waldhang

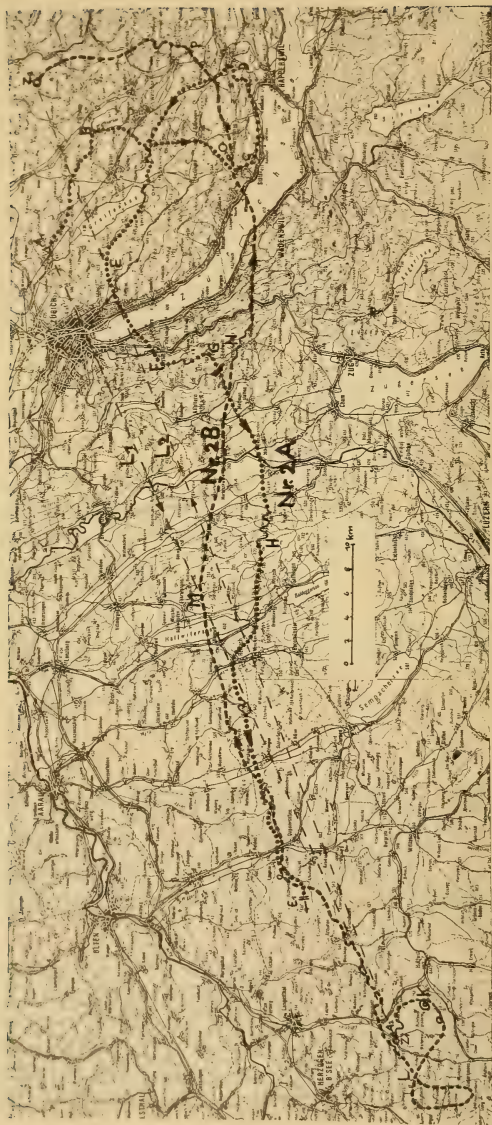


ABB. 2

Flugwege bei den Versuchen Nr. 2A und 2B. A1, Z1 und A2, Z2 bedeuten Auflassort und Ziel (Schlag) von Versuch 2A bzw. 2B, L1 und L2 die beiden Leitgeraden. Weitere Erklärungen im Text. Aequidistanz der Höhenkurven 100 m.

6 km weit, bis sie im Albispass den auch von der Hauptstrasse benutzten Uebergang fanden und sofort wieder auf Heimkurs einschwenkten (G).

In ähnlicher Weise vermochte nach dem Ueberqueren des Reusstales die ebenfalls 400 m überhöhte, aber weniger steil abfallende Waldkrete des Lindenberges, dessen Hang in mehreren grossen Schleifen überwunden wurde, den Kurs für eine kurze Strecke (ca 1 km) abzulenken (H). Auch hier wurde schliesslich der von der Strasse benutzte Uebergang gewählt.

Wasserflächen wurden von den Tauben gemieden. Dies zeigte sich erstmals am Pfäffikersee (B), von dessen Fläche die Tauben nach ca 200 m zurückwichen, dann deutlich beim Zürichsee (C), dessen 3 km breite Fläche die Tauben schon auf ca 500 m Entfernung von dem eigenen Kurs um 110° ablenkte: sie folgten von Stäfa ca 7 km weit dem Seeufer in geringer Entfernung, um zwischen Feldbach und Rapperswil vom See abzudrehen. Bis nach Rüti, also ca 10 km weit, flogen sie dann einen genau heimabgewandten Kurs.

4. *Verfolgungsflug Nr 2 B* — 16. Juli 1969, 15.17 bis 17.35 Uhr.

Ursenbach BE — Schalchen ZH, 85 km, Az. 68° (vgl. Abb. 2).

- a) *Wetter* : Heisser Sommertag, wolkenlos und dunstig, Sicht maximal 25 km, schwacher Wind (1-2 m/Sek) aus NE, Temp. ca 30°, Baro red. 767 mm Hg.
- b) *Versuchstauben* : 30 grösstenteils einjährige Tauben, alle richtungstrainiert durch mindestens 5 Flüge aus NE bis 350 km.
- c) *Schwarmverhalten* : Die Tiere formten nach dem Start einen geschlossenen Schwarm, der sich aber schon nach 8 Min. über der mächtigen Waldkuppe bei Rohrbachgraben (K in Abb. 2) auflöste. Wir verfolgten den Hauptschwarm von 14 Stück. Nach 30 Min., über der Waldkuppe von Kleindietwil, sank die Zahl auf 10 Stück, nach 40 Min. ohne erkennbare Ursache auf 6 Stück. Diese 6 Stück verfolgten wir bis zum Heimatschlag. Auch hier waren es in 2 von 3 Fällen topographisch kritische Punkte, die zur Aufteilung des Schwarmes führten (vgl. Abschnitt d).
- d) *Allgemeine Flugrichtung und Flugzeit* : In den ersten 25 Min. beschrieben die Tauben eine grosse, unregelmässige Achterfigur in falscher Richtung. Sie vergrösserten dabei die Entfernung vom Heimatschlag um maximal 8 km. Nach 25 Min. schwenkten sie auf sehr genauen Heimkurs (L), den sie über 45 km beibehielten. Nach der Ueberquerung des Hallwilersees (M) änderten sie den Kurs um 30°. Eine weitere Abweichung kam durch die hohe Waldkrete der Albiskette (N) zustande. Erst bei Dürnten (P), 13 km südlich vom Heimatschlag, schwenkten die Tauben in zweimaliger Korrektur wieder auf genauen Heimatkurs. Die grösste Abweichung von der

Leitgeraden lag diesmal, im Gegensatz zu den früheren Flügen, im letzten Drittel der Heimflugstrecke und betrug 13 km oder 15%, die mittlere Abweichung betrug 5 km oder 6%, der Streckenquotient $\frac{146 \text{ km}}{85 \text{ km}} = 1,7$.

Die *Flugzeit* betrug für die 146 km lange effektiv geflogene Strecke 138 Min., was einer mittleren Geschwindigkeit von 1060 m/Min. oder 63 km/Std. entspricht. Diese geringe mittlere Geschwindigkeit—die kleinste von allen Flügen (vgl. Tabelle 1)—lässt sich wohl auf den leichten Gegenwind zurückführen.

Die von uns verfolgten 6 Tauben trafen als erste im Schlage ein.

e) *Verhalten zum Gelände :*

Flughöhe : Wie beim Flug Nr. 2A war die mittlere Flughöhe erstaunlich gering, sie lag im allgemeinen zwischen 10 und 100 m über Boden. Die Täler wurden in Höhen von 200 m (Wigger- und Suhrtal), 300 m (Hallwilersee), 180 m (Reusstal), 260 m (Zürichsee) überquert.

Bei den von einem geschlossenen Schilfgürtel umgebenen und in starker Verlandung begriffenen Weihern von Uetzikon (O) gingen die Tauben um 17.06 Uhr kurz nacheinander zweimal auf das mit Laichkräutern nur spärlich bedeckte Wasser nieder, um sich nach wenigen Sekunden wieder zu erheben. Ob sie auch tranken, konnten wir nicht feststellen. Jedenfalls ist ihr Wasserbedürfnis nach fast zweistündigem Flug bei ca 30° Wärme mehr als verständlich. Wenige Minuten später gingen die Tauben im Gleitflug auch gegen die Wasseroberfläche des Lützelsees nieder, ohne aber abzusetzen.

Waldkuppen : Noch auffälliger als beim Flug Nr. 2A war bei diesem Flug die anziehende Wirkung von Waldkuppen und -gräten. Schon 7 Min. nach dem Abflug und nur 5 km vom Auflassort entfernt blieben die Tauben an der weiten Waldkuppe bei Rohrbachgraben (K) buchstäblich kleben. Sie kreisten und kurvten dort mehrmals, und der Schwarm teilte sich auf. Solche Ablenkungen durch Waldkuppen und -gräte traten im weiteren Verlauf des Fluges noch mehrfach deutlich in Erscheinung. Sie sind auf der Flugwegskizze Abb. 2 durch kleine Bogen und Schleifen vermerkt.

Der höchste zu überquerende Hügelzug, der Albis (N), wirkte zwar zunächst wegen der starken Ueberhöhung ablenkend auf den Kurs. Nachdem aber der Albisgrat in mehreren Anläufen erklettert und die Krete überflogen war, kehrten die Tauben zur Waldkrete zurück und folgten ihr auf der Seite des Zürichsees noch 1 km weit, bevor sie zum Sihltal abstiegen.

Die Vorliebe für Waldkuppen wurde uns am Ziel der Reise durchaus verständlich: unmittelbar südlich des Schlages, innerhalb eines Radius

von 1,5 km, befinden sich zwei prächtige Waldkuppen, welche die Tauben zuletzt zielsicher anflogen, um hinter ihnen zum Schlag niederzugleiten.

Wasserflächen : Im Gegensatz zu den Tauben von Flug Nr. 2A liessen sich die Schalchener Tauben durch Wasserflächen nicht ablenken: sie überquerten sowohl den Hallwiler- wie den Zürichsee geradlinig.

5. *Verfolgungsflug Nr. 3A* — 17. Juli 1969, 09.05 bis 10.05 Uhr.

Dübendorf ZH — Tiefencastel GR, 110 km, Az. 138° (vgl. Abb. 3).

- a) *Wetter* : Sehr heisser Sommertag, wolkenlos, aber sehr dunstig, Sicht nur 20 km. Temp. 25°, Baro red. 765 mm Hg, Wind 2,5 m/Sek. aus W.
- b) *Versuchstauben* : 27 Brieftauben, durch ca 10 vorausgegangene Flüge einseitig richtungstrainiert nach N und NNW bis 100 km (St. Margrethen. Amriswil).
- c) *Schwarmverhalten* : Die Tauben formierten beim Abflug einen geschlossenen Schwarm. Vor Stäfa verminderte sich der Hauptschwarm auf 20 Stück. Im Talkessel des Grossen Runs hinter Einsiedeln teilte er sich weiter auf. Wir folgten bis zum Ende des Versuchs einem Schwarm von 13 Stück.
- d) *Allgemeine Flugrichtung und Flugzeit* : Die Tauben waren schon 5 Min. nach dem Abflug auf einem Kurs, der nur knapp 20° südlich vom Heimkurs abwich. Sie behielten diesen Kurs während der ersten 50 Min. bei und wichen damit zuletzt 22 km oder 20% von der Leitgeraden ab. Während der letzten 3 km ihres Flugs hatten sie die Flugrichtung fast genau auf Heimkurs korrigiert, gingen dann aber auf der Glattalp nieder.

Die mittlere Abweichung von der Leitgeraden betrug auf dieser Strecke 12 km oder 11%. Die Flugzeit betrug für die effektiv geflogene Strecke von 70 km genau 60 Min.

e) *Verhalten zum Gelände* :

Auch bei diesem ersten Gebirgsflug behielten die Tauben dauernd einen engen Kontakt mit dem Untergrund. Die Tiere folgten den Geländeformen im Kleinen, indem sie jede Geländennische und jede Kante in geringer Höhe anflogen. Der Pilot des Helikopters äusserte sich, dass sich die Tauben „taktisch“ ausgezeichnet verhielten, indem sie jede sich bietende Geländetarnung maximal ausnutzten.

Im Grossen jedoch wurden keine topographischen Leitlinien benutzt: ein hohes Geländehindernis wurde oft direkt angeflogen. Erst unmittelbar davor schraubten sich die Tiere hoch, wobei sie maximale Steigungsgeschwindigkeiten von 200 m pro Min. bei ca 40 km/Std. Horizontalge-



Abb. 3

Flugweg bei Versuch Nr 3A. — A Auflassplatz, L Landeplatz der Tauben, L1 Leitgerade.
 Weitere Erklärungen im Text.
 Weitere Erklärungen im Text. Aequidistanz der Höhenkurven 100 m.

schwindigkeit erreichten. Besonders auffällig war dieses Verhalten erstmals im Talkessel des Grossen Runs hinter Einsiedeln (B in Abb. 3)

Es handelt sich hier um ein enges, bewaldetes V-Tal, dessen Talboden von 1350 m auf 1000 m abfällt und oben durch einen halbkreisförmigen Waldgrat von rund 1600 m Höhe abgeschlossen ist. In ihrem Kurs von Einsiedeln her gelangten die Tauben genau in die Längsachse dieses Tälchens. Sie folgten seinem westlichen Waldhang knapp über den Tannengewipfeln, dabei allmählich Höhe gewinnend. Im Talabschluss angelangt, vermochten sie mit der Steigung des Geländes nicht mehr Schritt zu halten. Sie zogen nun einige unregelmässige weite Kreise, wobei sie stark Höhe gewannen. Der Schwarm löste sich hier in mehrere Teile auf. Wir verfolgten die Hauptgruppe mit 13 Stück. Diese überquerte nach zwei Steigsschleifen den 1600 m hohen Grat in der alten Flugrichtung, die sie nach dem Grat mit starkem Gefälle und einer Geschwindigkeit bis zu 140 km/Std fortsetzte.

Nach der Ueberquerung des Ibergertales folgte der Berghang der Drusbergkette, zu dessen Ueberwindung die Tauben erneut stark ansteigen mussten, zuletzt wiederum mit einer Steigsschleife (C in Abb. 3). Nach der Ueberquerung des Drusberggrates auf ca 1800 m Höhe bogen die Tauben scharf nach links und folgten den gewaltigen, zum Muotatal abstürzenden Felswänden in einer Entfernung von wenigen Metern. Dieses Verhalten der Tauben im Gebirge, das sich in der Folge als typisch erwies, erforderte vom Piloten des Helikopters höchstes fliegerisches Geschick.

Die Tauben folgten nun der Ostflanke des Bisistals und bogen, nachdem sie den Felsabstürzen des Chupferberges wiederum in nächster Nähe gefolgt waren, ins Glattal ein, wo sie um 10.05 Uhr, also nach 60 Minuten Flugdauer, an einem zum Glattalpsee fliessenden Bergbach niedergingen.

Wir landeten in ca 100 m Entfernung von den Tauben ebenfalls und beobachteten das Verhalten der Tiere am Boden. Ob sie tranken, ist ungewiss. Sie müssten es unmittelbar nach dem Absitzen getan haben, als wir noch in der Luft waren. Nachher putzten sie sich ausgiebig und begannen nach einiger Zeit im Geröll zu feldern.

Um 10.50 Uhr starteten wir und versuchten, durch den Motorenlärm die Tiere ebenfalls zum Abflug zu bewegen, indem wir bis auf ca 5 m an sie heranflogen. Sie wurden jedoch durch den starken Flugwind an den Boden gepresst und machten gar keinen Versuch, aufzufliegen. Es blieb uns nichts anderes übrig, als den Versuch abzubrechen.

Eine telefonische Anfrage bei Dr. Brücker in Tiefencastel ergab, dass sich um 14.15 Uhr schon 16 von den eingesetzten Tauben im Schlag befanden. Unter ihnen muss sich mindestens ein Teil der auf der Glattalp niedergegangenen Tiere befunden haben. Am Abend des folgenden Tages fehlten im Schlag noch 4 von den eingesetzten Tauben.

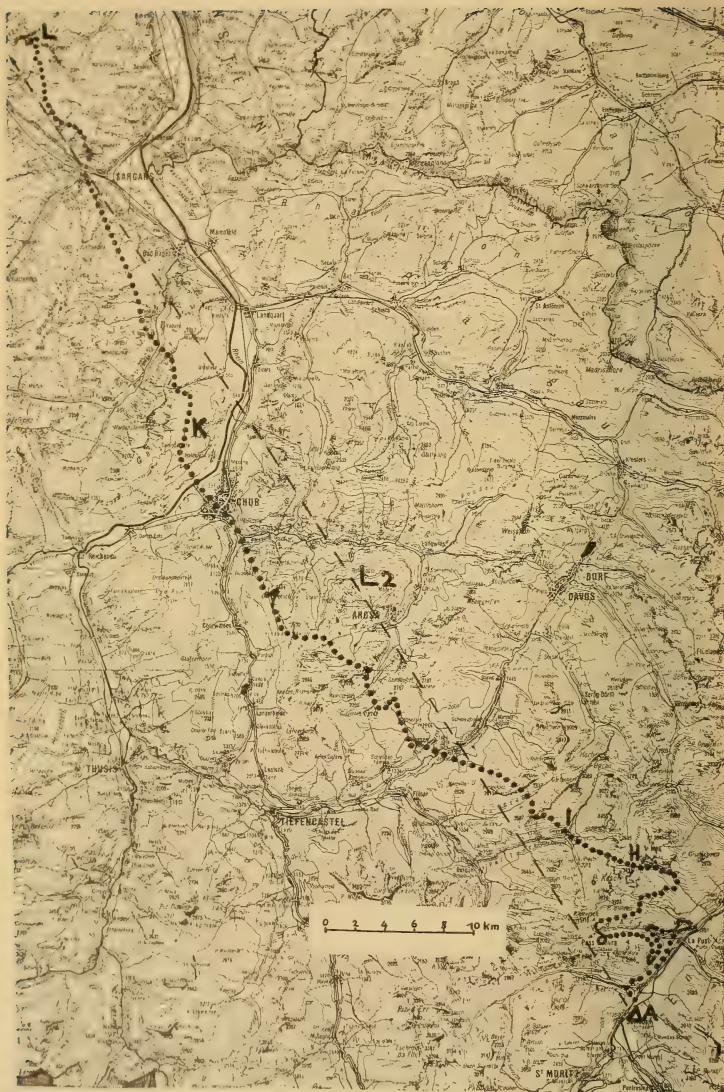


ABB. 4

Flugweg bei Versuch Nr. 3B. — A Auflassplatz, L Landeplatz der Tauben, L2 Leitgerade.
 Weitere Erklärungen im Text.
 Weitere Erklärungen im Text. Aequidistanz der Höhenkurven 100 m.

6. *Verfolgungsflug Nr. 3B* — 17. Juli 1969, 14.27 — 16.00 Uhr.

Samaden GR — Bettwiesen TG, 125 km, Az. 330° (vgl. Abb. 4 und 5).

a) *Wetter*: Heisser Sommertag, im Engadin ca $\frac{1}{2}$ Cumuli; Sicht: alle umliegenden Gipfel sichtbar, Berninagruppe im Dunst und von Cumuli umgeben; Temp. (auf 1700 m Höhe!) 26°, Baro red. 765 mm Hg, Wind 3 m/Sek. aus NE.

b) *Versuchstauben*: Grösstenteils gleiche Tiere wie bei Versuch Nr. 1 A: erfahrene, aber nicht richtungstrainierte Wettflugtauben, zu Beginn 24 Stück.

c) *Schwarmverhalten*: Beim Abflug formierte sich ein geschlossener Schwarm. Bei den komplizierten Suchflügen in der Gegend Albulapass — Piz Kesch reduzierte sich der Hauptschwarm auf 14 Stück, die dann lange zusammenblieben. Erst nach der Ueberquerung des Rheintales bei Chur splitterten erneut 3 Stück ab, so dass der Schwarm am Ende des Versuches noch aus 11 Stück bestand.

d) *Allgemeine Flugrichtung und Flugzeit*: Die Tauben schwenkten nach einmaligem Kreisen am Auflassort sofort auf guten Heimkurs, von dem sie allerdings zunächst erheblich und mehrfach abgelenkt wurden. Aber trotz den gewaltigen Gebirgshindernissen waren sie auf einer Strecke von 80 km nie mehr als 7 km oder 6% der Heimdistanz von der Leitgeraden entfernt. Der Punkt, wo sie schliesslich absassen und wir die Verfolgung aufgeben mussten (L in Abb. 4), lag nur 2 km von der Leitgeraden entfernt. Die mittlere Abweichung von der Leitgeraden betrug 2,8 km oder 2,2%. Die in 93 Min. effektiv geflogene Strecke mass 125 km, was einer mittleren Fluggeschwindigkeit von 1350 m/Min. oder 80 km/Std. entspricht.

Die genaue Ankunftszeit der Tauben im Schlag konnte leider nicht festgestellt werden. Als Herr Hollenstein um 19.30 Uhr im Schlage nachsah, waren 19 von den 24 eingesetzten Tauben zu Hause. Zwei weitere folgten um 20 Uhr, die restlichen drei am folgenden Morgen.

e) *Verhalten zum Gelände*: Die Beobachtungen vom Versuch Nr. 3 A wiederholten sich bei dieser Verfolgung in noch eindrücklicherer Weise, da der Flug diesmal ins Hochgebirge führte.

Flughöhe: Die Tauben flogen im Steigen in so enger Bodenfühlung, dass sie mehrmals Hochspannungsleitungen, die normal über Boden lagen, unterkreuzten. Beim Ueberqueren grösserer Täler dagegen behielten sie oft die vorherige Höhe. So überquerten sie das Val Tuors in 900 m, das Landwassertal in 1000 m, das Rheintal in 900 m, die Ebene von Mels-Sargans in 800 m Höhe über dem Talgrund.

Topographische Leitlinien: Die Tauben überwandten auch höchste Gebirgshindernisse in gutem Heimkurs und liessen sich durch sich bietende Geländelinien (Pässe und Täler), die nicht genau in Heimrichtung führten, nicht ablenken. Ganz besonders eindrucklich war in dieser Beziehung die Art und Weise, wie die Tauben die das Engadin nordwestlich flankierende Hochgebirgskette überwandten. Der Versuch war so angelegt, dass am Auflassort das weite Tal des Engadins zur Verfügung stand, dessen Achse angenähert rechtwinklig zur Heimrichtung führte, während sich in der Heimrichtung das Bündner Hochgebirge mit zahlreichen Dreitausendern auftürmte.

Aufgrund unserer Bodenversuche über das Abflugverhalten bei Auflassungen im Gebirge hatten wir erwartet, dass die Tauben zuerst in der einen oder anderen Richtung dem Tale folgen würden, um dann einen der sich bietenden Passeinschnitte zu wählen. Aber nichts Derartiges geschah, sondern die Tauben drängten von allem Anfang an auf Heimkurs und verwarfen alle Taleinschnitte, die nicht Heimkurs aufwiesen. So kam es, dass sie nicht einen der 2000-2300 m hohen Pässe als Ausstieg aus dem Engadin wählten, sondern die 3008 m hohe Porta d'Es-cha (L in Abb. 4 und 5).

Abb. 5 zeigt die Suchflüge der Tauben in den ersten 35 Min. nach der Auflassung. Nach einem kleinen Bogen ins Val Bever (B) folgten sie zunächst dem linken Talhang des Engadins, noch ohne Höhe zu gewinnen. Der Eingang des Val d'Alvra (C) wurde überquert. Erst am Ausgang des Val d'Es-cha (D) begannen die Tauben zu kreisen und Schleifen zu ziehen, allmählich Höhe gewinnend. Sie kehrten dann endgültig um, flogen im Rückflug ins Val d'Alvra hinein bis zu der Alp Nova (E) auf 2100 m, verliessen das Tal jedoch wieder in Richtung Bever, wobei sie aber die Höhe von ca 2100 m behielten. Sie drehten dann wieder um 180° (F) und flogen nun endgültig ins Val d'Alvra hinein. Unmittelbar vor der Passhöhe des Albulapasses (G) drehten sie wieder ab und folgten nun den steilen Geröllhängen des Piz Blaisun, allmählich auf 2600 m ansteigend, drehten ins hinterste Val d'Es-cha hinein, flogen dessen Hängen entlang und um die Rippe der Chabanna d'Es-cha herum, stiegen am Piz Belvair auf 2800 m, folgten dann den Südwestabstürzen des Piz Val Müra und erreichten, zuletzt noch eine Steigschleife ziehend, die Porta d'Es-cha (H), den 3008 m hohen Hochgebirgsübergang vom Engadin ins Val Tuors. Von dort überquerten sie in geringer Höhe den Porchabella-Gletscher und überflogen in geradem Kurs das Val Tuors in 900 m Höhe (I in Abb. 4).

In der Folge hielten die Tauben über alle Berge und Täler hinweg genau Kurs auf den Heimatschlag Bettwiesen. Die zu überquerenden Gebirgsketten beidseits des Val Stugl sowie die Ketten zwischen Lenzer-

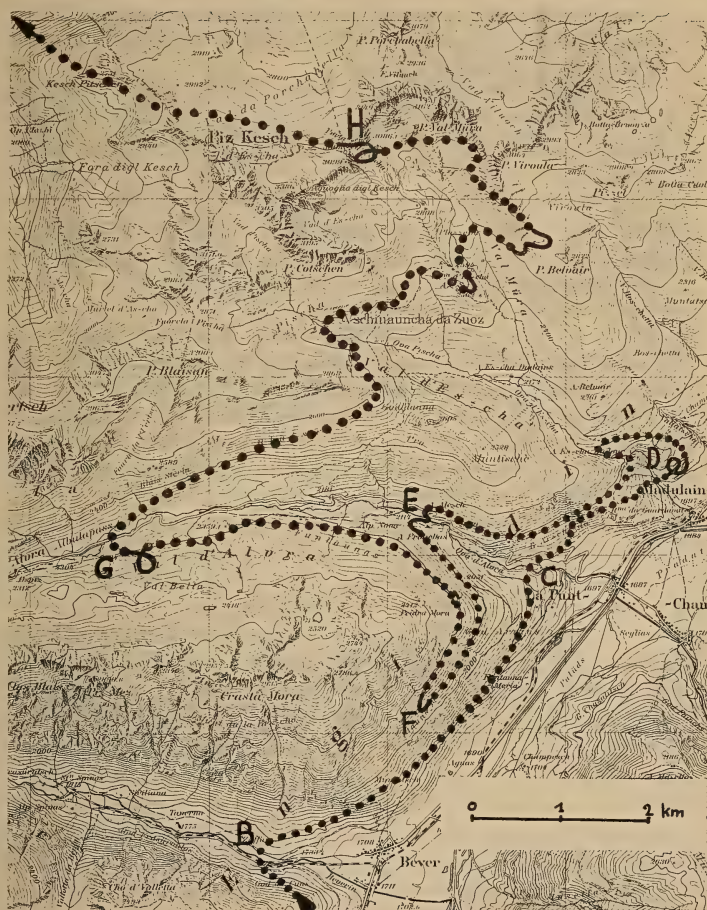


ABB. 5

Ueberwindung des Piz Kesch-Massivs bei Versuch Nr. 3 B. Erklärungen im Text.
 Aequidistanz der Höhenkurven 20 m.

heide und Landwassertal gaben im Vergleich zum Piz Kesch nur noch zu geringeren Komplikationen Anlass: alle wurden nach kurzen Such- und Steigflügen überquert, und nach jeder Ueberquerung wurde wiederum exakter Heimkurs eingeschlagen.

Auf diese Weise wurde das Rheintal bei Chur erreicht. Auch diese gewaltige Geländelinie vermochte die Tauben nicht von ihrem Kurs abzuweichen: sie überquerten das hier 3 km breite Tal rechtwinklig in 900 m Höhe, flogen direkt den gegenüberliegenden Hang des Calanda an, dem sie, erneut Höhe gewinnend, mit geringer Kursabweichung folgten (K). Das Vättisertal und anschliessend die Ebene von Mels-Sargans wurden in genauem Heimkurs überquert und jenseits der Ebene direkt der Felsabsturz des Gonzen angefliegen. Erst unmittelbar an den Felsen wichen die Tauben vom Kurs etwas ab und folgten den Felsbändern auf ca 1600 m Höhe. An der 700 m hohen Wand des Gamsberg-Sichelkamm stellte sich ihnen in genauer Heimrichtung ein neues gewaltiges Hindernis entgegen. Nachdem sie die Höhe nahezu überwunden hatten, sassen sie, kaum 50 m unter der 2100 m hohen Lücke zwischen Gamsberg und Sichelchamm, mitten in den Felsen bei einem kleinen Rinnsal ab. Dies bedeutete für uns den Abbruch des Versuches, da wir dort keine Landungsmöglichkeit hatten.

Ueberblicken wir nochmals das kartographische Ergebnis dieses Versuchs (Abb. 4 und 5), so können wir nur staunen und uns vor der Navigationsfähigkeit dieser Tiere verneigen. Wie ein magischer Leitstrahl dominiert die Heimrichtung den ganzen Flug über all die enormen topographischen Hindernisse hinweg. Dieser Versuch zeigt am klarsten von allen das Hauptergebnis dieser Untersuchung: Dass zwar grössere und kleinere Geländehindernisse die lokale Flugrichtung stark beeinflussen, dass aber bei guten Reisetauben der Drang zur Heimrichtung immer wieder dominiert und zur Überwindung auch grösster Gebirgshindernisse führen kann.

IV. ZUSAMMENFASSUNG

Mit einem Helikopter wurden Verbände von 10—30 Brieftauben vom Auflassort auf ihrem Heimflugweg verfolgt. Bei drei Flügen im schweizerischen Mittelland gelang eine vollständige Verfolgung bis zum Schlag. Ein Flug musste nach 2½ Stunden wegen Brennstoffmangels abgebrochen werden. Zwei weitere Verfolgungen in den Alpen endigten damit, dass die Tauben vor einer hohen Gebirgskette landeten und sitzen blieben.

Die Versuche ergaben die folgenden Feststellungen:

1. *Flughöhe*: Die Tauben flogen über flachem oder steigendem Gelände meist in Höhen von 0—50 m über Boden, d.h. sie behielten dauernd engen Kontakt

mit dem Untergrund. Bei abfallendem Gelände wurde die Höhe mehr oder weniger gehalten, so dass Täler im Mittelland in Höhen von 200—300 m, in den Alpen in Höhen bis 1000 m über Boden überquert wurden.

2. *Fluggeschwindigkeit*: Die mittlere Reisefluggeschwindigkeit lag bei 70 km/Std. Im Steigflug sank die Horizontalgeschwindigkeit bis 40 km/Std. bei Steigungen von 200 m/Min. Im Abwärtsflug wurden öfters Geschwindigkeiten von mehr als 100 km/Std., im Maximum 140 km/Std. erreicht.

3. *Topographische Beeinflussung der Flugrichtung*

a) *Lokale Flugrichtung*: Topographische Strukturen vermochten in vielen Fällen die Flugrichtung der Tauben lokal zu beeinflussen. Die Beeinflussung war teils eine rein topographische, teils eine psychologische:

aa) *rein topographische Beeinflussung*:

— Steile *Hügel* und *Bergketten* wurden zwar auf Distanz zunächst direkt angefliegen, bewirkten dann aber eine vorübergehende Ablenkung der Flugrichtung: Steile Hänge wurden nie in der Richtung der Fallinie überwunden, sondern im Steigflug längs der Bergflanke oder durch Schleifenflüge, wobei die Steigung kaum mehr als 25 % betrug. Zweimal kam es im Gebirge zum Absitzen der Tiere vor übermächtigen Felsbarrieren.

— *Täler* vermochten tief fliegende Tauben in einigen Fällen für kurze Zeit in die Talrichtung abzulenken (Versuch Nr. 1A). Hochfliegende Tauben wurden auch durch grosse Tallinien nicht beeinflusst (bes. Versuch Nr. 3B).

— *Seeflächen* wurden teils gemieden (Pfäffikersee und Zürichsee bei Stäfa in Versuch Nr. 2A), teils anstandslos überquert (Zürichsee bei Zollikon in Versuch Nr. 2A, Hallwilersee und Zürichsee bei Versuch Nr. 2B, Zürichsee bei Versuch Nr. 3A). Dabei fällt auf, dass die Seefläche gemieden wurde, wenn die Tauben noch nicht auf Heimkurs flogen (Versuch Nr. 2A), nicht aber dann, wenn die Tauben auf gutem Heimkurs flogen (Versuche Nr. 2A, 2B und 3A).

bb) *psychologische Beeinflussung*: einzelne Taubenkollektive liessen sich in auffälliger Weise durch gewisse Geländestrukturen anziehen. So wirkten Waldkuppen und kleine ländliche Ortschaften auf die Tauben aus Bettwiesen, aber auch auf diejenigen aus Ursenbach und Schalchen stark anziehend. Es handelte sich in diesen Fällen um vertraute Strukturen aus dem heimatlichen Schlagbereich.

b) *Allgemeine Flugrichtung*: Bei 4 von den 6 durchgeführten Versuchen wurde innerhalb weniger Minuten nach der Auflassung ein guter

Heimkurs eingeschlagen und trotz vorübergehenden topographisch bedingten Abweichungen nicht mehr aufgegeben. Bei Versuch Nr. 2B dauerte es jedoch 25 Min., bei Versuch Nr. 2A sogar 50 Min., bis der angenäherte Heimkurs gefunden war. In keinem Fall wurde der einmal eingeschlagene allgemeine Heimkurs für längere Zeit aufgegeben, sondern er wurde auch bei grössten Gebirgshindernissen wie vor dem Massiv des Piz Kesch in Versuch Nr. 3B hartnäckig beibehalten.

Zusammenfassend lässt sich über die topographische Beeinflussung der Flugrichtung in unseren Versuchen feststellen:

- Die *lokale Flugrichtung* wurde bei niedrigem Flug durch das Gelände *stark beeinflusst*.
- Die *allgemeine Flugrichtung* wurde bei hohem und bei niedrigem Flug durch das Gelände *nicht beeinflusst*. Das noch rätselhafte Fernorientierungssystem scheint unabhängig von topographischen Strukturen zu arbeiten.

LITERATUR

- GRIFFIN, D. R., 1952. Airplane observations of homing pigeons. *Bull. Mus. Comp. Anat.* 107, 411-40.
- GRIFFIN, D. R., 1964. Bird Migration. New York. (deutsch von Klaus Horney: Vogelflug, Sammlung Natur und Wissen W 34, München 1965)
- HIRSIGER H. und G. WAGNER, 1968. Vergleich der Orientierungs- und Heimkehrleistungen verschiedener Altersgruppen von Brieftauben. *Rev. suisse Zool.* 75 589-597.
- HITCHCOCK, H. B., 1952. Airplane observations of homing pigeons. *Proc. Amer. Phil. Soc.* 96, 270-89.
- MATTHEWS, G. V. T., 1951. The experimental investigation of navigation in homing pigeons. *J. Exp. Biol.* 28, 508-36.
- MATTHEWS, G. V. T., 1968. Bird Navigation. Cambridge University Press.
- MICHENER, M. C. & C. WALCOTT, 1967. Homing of single pigeons—an analysis of tracks. *J. Exp. Biol.* 47, 99-131.
- WAGNER, G., 1968. Topographisch bedingte zweigipflige und schiefe Kreisverteilungen bei der Anfangsorientierung verfrachteter Brieftauben. *Rev. suisse Zool.*, 75, 682-690.
- YEAGLEY, H. L., 1951. A preliminary study of a physical basis of bird navigation. II. *J. Appl. Phys.* 22, 746-60.

Contribution à l'étude du mode de nutrition du *Tilapia Rendalli*

par

François PRIVAT¹

Avec 4 figures

De nombreuses recherches ont été entreprises pour trouver les mécanismes déterminant la réalisation du comportement de nutrition chez les mammifères.

On distingue trois niveaux d'élaboration (DE RUITER 1963):

1. *Niveau des effecteurs*: comprenant les séquences suivantes: approche, capture, ingestion, mastication, déglutition, péristaltisme, action enzymatique de digestion, absorption intestinale.

2. *Niveau intégrateur*: Avec le « feeding center » et le « satiety center » responsables des tendances du comportement de nutrition.

3. *Niveau régulateur*: dépendant de facteurs endocrines, des pertes d'eau et de calories de l'organisme ainsi que des autres comportements en voie d'exécution.

Nos recherches portent essentiellement sur ce troisième niveau.

Le rôle facilitateur ou inhibiteur des structures rhinencéphaliques a été mis en évidence par MORGANE (1962).

Ces structures sont encore mal connues chez les téléostéens en raison de l'extrême variabilité de l'organisation cérébrale suivant les espèces et leur mode d'existence, comme l'ont montré plusieurs auteurs (EVANS 1952, GEIGER 1956).

Avant de nous pencher sur les localisations anatomiques nous avons cherché à dégager un certain nombre de régulations typiques modulant le comportement de nutrition chez les *cichlidés phytophages* comme *Tilapia rendalli*.

¹ Lic. es sci. biol. Laboratoire d'Anatomie et de Physiologie comparées, Université de Genève.

Dans ce but, nous avons examiné l'incidence de l'effet de groupe sur la tendance à prendre de la nourriture.

Par des pointages de 10 minutes, matin et après-midi, à heure fixe, nous avons quantifié le mode de prise d'aliments selon trois paramètres: prise de nourriture solitairement; prise de nourriture à 2 poissons; prise de nourriture en groupe.

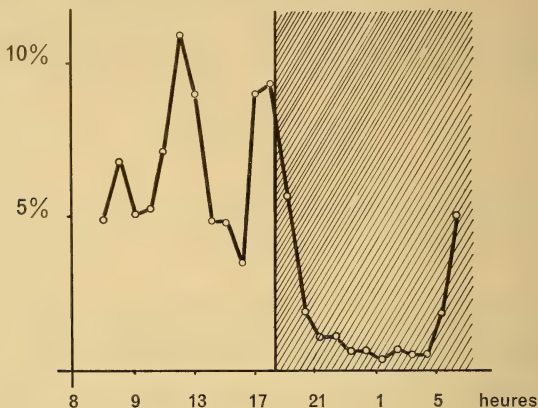


FIG. 1.

RYTHME DES PRISES DE NOURRITURE
En % de la totalité des prises d'aliment

Pour que ces pointages soient effectués au meilleur moment nous avons enregistré au phagomètre de Chauffat les fréquences de prises d'aliments pendant 20 jours consécutifs. (fig. 1).

D'autre part, pour contrôler régulièrement l'état social de la population, nous avons eu recours à un éthogramme comprenant: 1 fichier individuel, un colorigramme, des croquis de situation, des relevés de l'agressivité.

a) *le fichier* donne le poids, la longueur de chaque poisson lors des contrôles, le type et la durée des expériences subies ainsi que les événements particuliers survenus: prise du territoire, couple, ponte, maladie, etc... pour chaque individu.

b) *Le colorigramme* donne l'état émotionnel de la population étudiée. La position de la nageoire dorsale, de la caudale, les colorations générales, foncées ou claires, les rayures transversales, la ponctuation latérale, l'apparition du point tilapien dans la nageoire dorsale, sont autant de signes exprimant des états d'angoisse, d'agressivité (fig. 2).

Lors de l'éclosion d'alvins, par exemple, la femelle est la première à montrer une très forte motivation, le mâle suit quelques jours après, les autres poissons sauf un montrent des signes d'inquiétude. 10 jours plus tard, lorsque les alvins

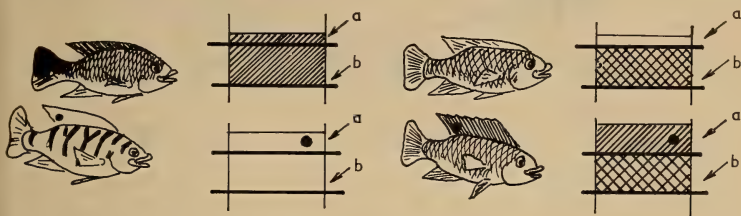
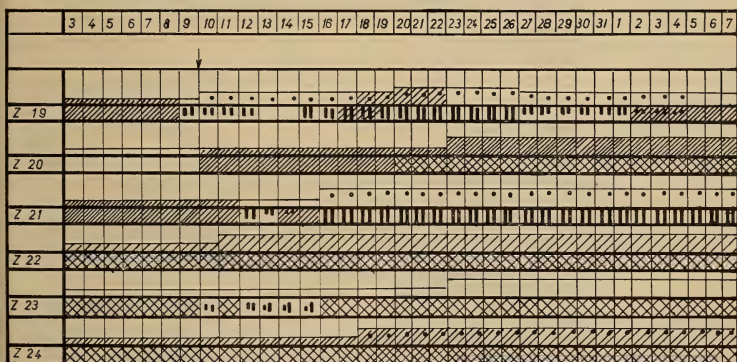


FIG. 2.

a) COLORIGRAMME

Code : a) Coloration et disposition de la nageoire dorsale.

b) Coloration du corps.



b) COLORIGRAMME D'UNE POPULATION

6 poissons observés du 3 octobre au 7 novembre.

Eclosion des alvins le 10 octobre.

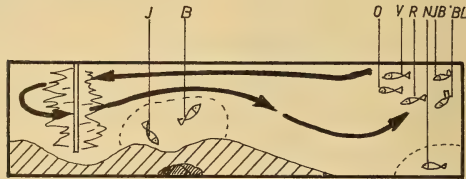
Parents: Z 19 ♀ Z 21 ♂.

nagent avec leurs parents et commencent à se déplacer dans l'aquarium, on note une nouvelle crise d'angoisse mais dont les signes sont différents.

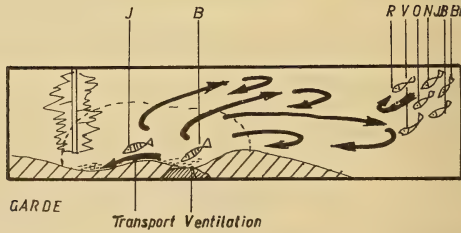
c) *Les croquis de situations* complètent les indications apportées par le colorigramme, ils donnent la situation spatiale du groupe aussi bien que les modifications apportées à la topographie du fond par transport de sable (fig. 3).



BANC

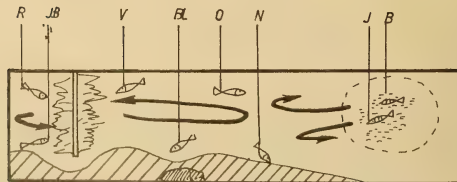


TERRITOIRE



GARDE

Transport Ventilation



GARDE

FIG. 3.

DISPOSITION SPATIALE D'UNE POPULATION

d) *Relevé de l'agressivité* se fait par pointages journaliers de 5 minutes avec report sur un tableau à double entrée des attaques, donnant ainsi la mesure de l'agressivité de chacun aussi bien que de la tendance à être attaqué (Tabl. 1).

TABLEAU I

Agressivité : Test journalier (10 min.)

Bleu b	Rouge	Orange	Blanc	Vert	Noir	Jaune Bleu	Blanc b
R	N	B1	O		B1b	O B1b N	R
O	O		R		O	Bc N N	O
	O				O	B1 N N	V
	N				V	O B1	O
	B1b				B1	Bc O	N
					B1	V B1	N
					B1	O B1	
					B1	O B1	
						N B1	
						B1 B1	
						N N	

MÉTHODE: Des pointages de 10 minutes selon les trois paramètres énoncés précédemment, effectués 10 h. 30 et 16 h. chaque jour.

RÉSULTATS:

20,1 % des prises de nourriture se font solitairement

36,2 % » » se font à deux

43,7 % » » se font en groupe

Les tableaux II, III et IV donnent le détail des résultats enregistrés.

Expérimentation

a) Recherche du mode social de nutrition

MATÉRIEL: L'observation a porté sur une population de 9 poissons (14,8 cm. et 67,1 g en moyenne) placés dans un aquarium aux parois de verre de 600 litres (20 cm × 50 cm × 60 cm).

La température (26° C) et l'éclairage (Tube néon de 40 watts blanc) étaient maintenus constants. L'eau était filtrée en circuit fermé, au charbon actif.

TABLEAU II

M = matin, AM = après-midi, J = total pour un jour

Seul:	M.	A.M.	J.
D7 Bleu b.	13 %	—	13 %
D1 Rouge	42 %	—	42 %
D8 Blanc b.	9,2%	6,5%	15,7%
D10 Orange	12,5%	7,8%	20,3%
D2 Bleu	14,6%	10,4%	25 %
D6 Vert b.	17,7%	0,6%	18,3%
D5 Jaune	7,6%	9,8%	17,4%
D4 Blanc	9,9%	—	9,9%
D9 Noir	11,2%	8,3%	19,5%
Moy.:	15,3%	4,8%	20,1%

TABLEAU III

Avec 1 autre:	M.	A.M.	J.
D7 Bleu b.	37 %	—	37 %
D1 Rouge	23 %	— %	23 %
D8 Blanc b.	28 %	17,2%	45,2%
D10 Orange	17,1%	12,5%	29,6%
D2 Bleu	28,8%	12,9%	41,7%
D6 Vert b.	36,7%	—	36,7%
D5 Jaune	25,7%	16,3%	42 %
D4 Blanc	31,-%	1,4%	32,4%
D9 Noir	26,3%	11,5%	37,8%
Moy.:	28,2%	8,2%	36,2%

TABLEAU IV

Avec plusieurs autres:	M.	A.M.	J.
D7 Bleu b.	50 %	—	50 %
D1 Rouge	35 %	—	35 %
D8 Blanc b.	29,3%	9,8%	39,1%
D10 Orange	26,6%	23,4%	50,-%
D2 Bleu	26,7%	6,6%	33,3%
D6 Vert b.	42,6%	3,4%	45,-%
D5 Jaune	27,9%	12,7%	40,6%
D4 Blanc	50,7%	7,-%	57,7%
D9 Noir	33,5%	9,2%	42,7%
Moy.:	35,8%	7,9%	43,7%

NB. Les indications de la colonne de gauche donnent le matricule et la couleur de la marque des poissons. Ces derniers sont ordonnés selon leur activité en ce qui concerne la nutrition. Celle-ci a été relevée par pointages de 10 minutes qui sont portés sur le tableau V.

TABLEAU V

Moyenne générale des prises de nourriture:	Moy:	%
D7	1	0,4
D1	2	0,8
D10	10	3,9
D4	12	4,7
D6	28	11,—
D9	42	16,5
D5	46	18,—
D2	47	18,4
D8	67	26,3
* 9 poissons	255	100%

L'effet de groupe sur lequel AMOURIQ (1969) se penchait encore tout récemment joue un rôle considérable dans le comportement de nutrition.

Dès lors, nous avons voulu contrôler dans quelle mesure les états sociaux du groupe avaient également des incidences sur ce comportement.

Nous avons retenu 3 états, stables pendant 20 jours au moins:

Le banc

Les poissons restent groupés à des profondeurs variables mais ne montrent aucune préférence individuelle pour une région de l'aquarium.

L'établissement de territoire(s)

Par un ou plusieurs poissons qui empêchent leurs congénères de pénétrer dans une zone nettement délimitée pour eux, mais souvent sans repères matériels qui nous soient perceptibles.

Ces frontières sont perpétuellement remises en question par les autres membres du groupe; elles dépendent de l'énergie que le propriétaire du territoire met à les défendre.

Nursing

Lié à la ponte, comporte tous les soins que les parents donnent aux alvins, transport, ventilation, défense contre les autres congénères très friands d'alvins et probablement nourrissage indirect.

b) Influence de l'état social du groupe sur la nutrition

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Une population de 8 poissons (61,2 g et 14,6 cm en moyenne) est placée dans des conditions semblables à celles que nous avons précédemment décrites.

L'appétit est quantifié par la mesure de la quantité d'aliments ingérés en un jour. Ce volume, rapporté au poids de la population étudiée et multiplié par cent donne *l'indice de consommation*.

Pour réaliser cette mesure, la nourriture, des feuilles de laitues (*Lactuca scariola*), est fixée dans une mangeoire (fig. 4). On immerge celle-ci avec sa charge de feuilles pliées et roulées dans un cylindre gradué et l'on note le déplacement de l'eau qui remplissait celui-ci. La même mesure répétée 24 heures plus tard, après avoir laissé la mangeoire tout ce temps dans l'aquarium, permet par soustraction de connaître le volume d'aliments ôté à la mangeoire. (On a fait tremper les laitues 24 heures avant de les mettre dans la mangeoire afin qu'elles soient déjà imbibées d'eau.

RÉSULTATS

Indice de consommation moyen

63,163	en banc
46,938	avec territoire
54,591	en nursing

L'étude de la variance donne une très bonne signification globale.

TABLEAU V

Analyse de la variance

Variabilité:	SC	Dl	Cm	F
Inter Moy.:	2509,894897	2	1254,947448	7,786 **
Intra Moy.:	9186,831410	57	161,172476	
Total:	11696,726038	59		

Intervalle de confiance entre 2 moyennes $rC = 0,05$

$$\begin{aligned} \bar{X}' - \bar{X}'' / 0,05 &= \sqrt{S^2 \cdot \frac{N_1 + N_2}{N_1 \cdot N_2} \cdot t(0,05)} \\ &= \sqrt{161,172476 \cdot \frac{1}{10} \cdot 2,0025} \\ &= 4,0146 \cdot 2,0025 = 8,0392 \end{aligned}$$

SC = somme des carrés

dl = degré de liberté

Cm = variance ou carré moyen

F = fidélité

Nous remarquons que la situation *en banc* se différencie significativement des autres situations. Par contre, les situations *en territoire* et *en nursing* ne sont juste pas significatives (différence 7,653 alors que l'intervalle de confiance est de 8,039).

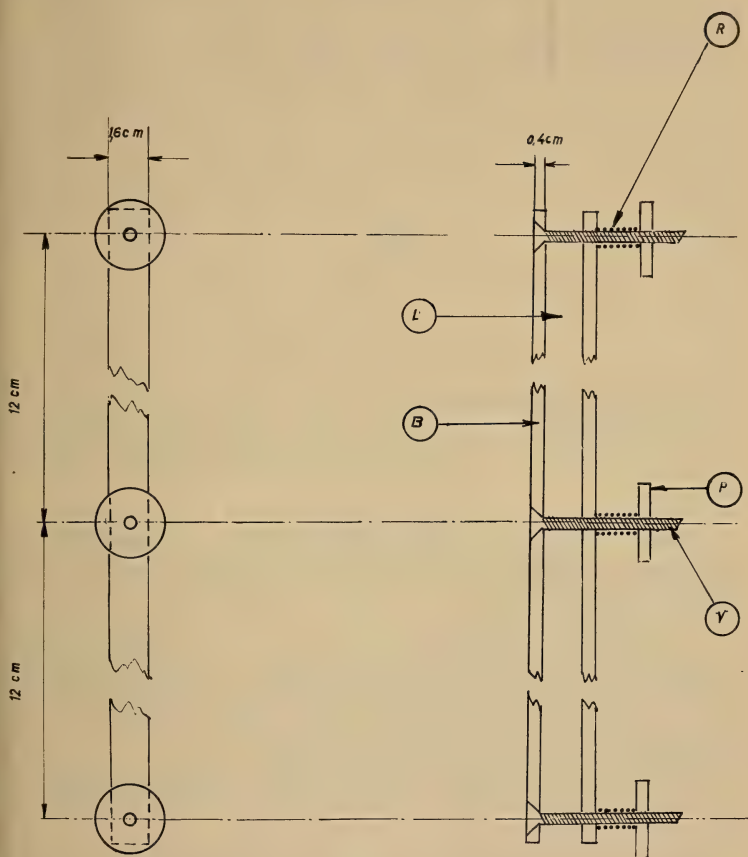


FIG. 4.

MANGEOIRE

- R = ressort
- L = feuilles de laitue
- B = barre d'aluminium
- V = vis de serrage
- P = poulet moleté

Nous avons repris ces mêmes mesures avec une autre population dans des conditions semblables, mais seulement pour la situation avec territoire et en nursing.

Cette fois, la signification fut bien meilleure.

TABLEAU VI

Analyse de variance

Variabilité:	SC	D1	Cm	F
Inter moy.:	586,067959	1	586,067959	23,728***
Intra moy.:	1234,991700	50	24,699834	
Total:	1821,059659	51		

DISCUSSION DES RÉSULTATS

La différence entre la situation en banc et celle en garde territoriale se comprend aisément quant à ses incidences sur le comportement de nutrition. Ce qui semble curieux c'est la moyenne de consommation intermédiaire relevée lors du nursing.

En effet, à ce moment, l'agressivité des parents et la rigueur du contrôle territorial sont à leur paroxysme. On devrait donc trouver un indice de consommation égal ou inférieur à celui de la situation avec territoire. Or, ce n'est pas le cas !

Que se passe-t-il en fait ?

Les parents se relayent pour garder les alvins, celui qui n'est plus « de service » quitte brusquement les alvins en faisant quelques crochets puis se précipite sur les malheureux congénères groupés à l'autre extrémité du bac, vers la surface. Après les avoir violemment attaqués, il les quitte brusquement pour se ruer sur les feuilles de laitues qu'il avale en grande quantité.

Le volume d'aliments ainsi ingérés est supérieur aux besoins métaboliques aussi une bonne partie de ceux-ci sont-ils rejetés à demi digérés dans les excréments.

Dès qu'ils peuvent s'alimenter par la bouche, les alvins dont le sac vitellin se résorbe rapidement viennent se nourrir de ces aliments prédigérés ou, peut-être, des micro-organismes qui se développent sur ce support.

Ce sont là des questions auxquelles nous nous efforcerons de répondre prochainement grâce à une nouvelle série d'expériences.

En conclusion, nous constatons que la « composante sociale » dont parlait PIERON (1966), joue un rôle important dans le comportement de nutrition du *Tilapia*, et que ce rôle peut, en une certaine mesure être quantifié.

RÉSUMÉ

Le comportement de nutrition comprend trois niveaux d'élaboration: celui des effecteurs, celui des intégrateurs, (feeding center et satiety center) et celui des régulateurs. Nos recherches portent sur ce dernier niveau.

L'établissement d'un éthogramme donnant des informations qualitatives et quantitatives est indispensable à cette étude.

La mode de prise des aliments est examiné. L'indice de consommation est mesuré dans trois situations sociales:

- a) La population vit en banc.
- b) Certains individus de la population ont établi des territoires.
- c) Certains individus de la population ont frayé et s'occupent de leurs alevins (nursing).

On trouve que l'indice de consommation est plus élevé pour la première situation, plus faible dans la seconde et intermédiaire dans la troisième. Ce dernier fait est expliqué par la production exagérée d'excréments des parents, excréments dont les alevins semblent se nourrir.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Ernährungsverhalten umfasst drei Ebenen des Vollzuges: die der Nahrungsaufnahme und Verdauung, diejenige des Verhaltens (feeding center and satiety center), sowie diejenige der inneren Regelungsvorgänge. Unsere Untersuchungen beziehen sich auf die letztgenannte Ebene.

Die Erstellung eines Verhaltensinventars, das qualitative und quantitative Informationen liefert, ist für diese Studie unabdingbar.

Die Art der Nahrungsaufnahme wurde geprüft. Der Index des Nahrungsverbrauches wurde in drei verschiedenen sozialen Situationen gemessen:

- a) Wenn die Population in geschlossener Formation lebt.
- b) Wenn gewisse Individuen der Population Territorien eingerichtet haben.
- c) Wenn bestimmte Individuen der Population abgelaicht haben und sich mit der Brut beschäftigen.

Es wurde festgestellt, dass der Index des Nahrungsverbrauches am höchsten in der ersten Situation, am niedrigsten in der zweiten und intermediär in der dritten ist. Diese letzte Feststellung wird durch die übertriebene Produktion von Exkrementen durch die Elterntiere, von denen sich die Setzlinge zu ernähren scheinen, erklärt.

SUMMARY

Feeding behaviour comprises three levels of elaboration: the level of effectors, the level of integrators (feeding center and satiety center) and the regulator level. Our research concentrates on the regulator level.

The establishing of an ethogram giving qualitative and quantitative informations is indispensable for this study.

The feeding procedure is examined. The food-intake index is measured in three different social situations:

- a) When the population is living as a shoal.
- b) When some individuals have established territories.
- c) When some individuals have spawned and are brooding.

The food-intake index is highest in the first situation, lowest in the second and intermediate in the third. This last fact can be explained by the exaggerated production of faeces by the parents, on which the young seem to feed.

BIBLIOGRAPHIE

- AMOURIQ, L. 1969. *Rôle de l'effet de groupe dans le comportement d'exploration de Lebistes ret.* C. R. Acad. Sci. Paris, T. 268, pp. 956-958.
- EVANS, H. E. 1952. *The correlation of brain pattern and feeding habits in four species of Cyprinid fishes.* J. Comp. Neurol. 97 (1): 133-142.
- GEIGER, W. 1956. *Quantitative untersuchung über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung seines relativen Wachstums.* Acta anat. 27: 324-350.
- MORGANE, P. J. 1962. *Hypothalamic and rhinencephalic mechanisms in the regulation of caloric intake.* Proc. of I.U.P.S. Leiden, Vol. 1, p. 678
- PIERON, H. 1966. *Psychophysiologie du comportement.* Traité de psychologie expérimentale, Vol. 3, Presses Univ. de France.
- DE RUITER. 1963. *The physiology of vertebrate feeding behaviour towards a synthesis of ethological and physiological approach of behaviour.* Z. Tierpsychol. 20: 498-516.
-

Quelques effets de la lumière et de la température sur la consommation alimentaire de *Tilapia rendalli*

par

François PRIVAT¹

Avec 2 figures

1. RÔLE DE LA LUMIÈRE DANS LE COMPORTEMENT

C'est par l'intermédiaire d'extérocepteurs que l'action de la lumière se fait sentir dans l'organisme, plutôt que par un impact global comme c'est le cas pour la température. (BENOIT 1964, PEYRAUD 1966).

L'intensité lumineuse produit une augmentation de la cinèse chez certains poissons comme les perches (SCOTT 1955) elle modifie l'intensité des réflexes cardio-respiratoires. (LABAT & COL. 1962) Par l'intermédiaire du système endocrinien, les variations d'éclairement peuvent influencer un grand nombre de comportements (BARR 1963).

2. RÔLE DE LA TEMPÉRATURE DANS LE COMPORTEMENT

On a décrit la thermocinèse chez de nombreuses espèces, depuis les protozoaires jusqu'aux vertébrés. Pourtant, les incidences de la température n'ont pas été l'objet de recherches systématiques dans le domaine du comportement de nutrition. On s'est plutôt attaché à considérer l'influence des variations thermiques sur la maturation des gonades (CRAIG & BENNETT 1931, BURGER 1941, ROYCE 1951, CHRISTIAN & COL. 1963...)

¹ Lic. es sci. biol. Laboratoire d'Anatomie et de Physiologie comparées, Université de Genève.

On s'est également préoccupé des limites de tolérance (MOORE 1940, FRY & COL. 1946, BRETT 1952). Quelques auteurs se sont penchés sur le métabolisme et l'influence de la température à cet égard. (ALLEE 1949, ENRIGHT 1966, ALBASTER 1966). Tous ont trouvé une certaine dépendance de l'organisme par rapport à la température externe.

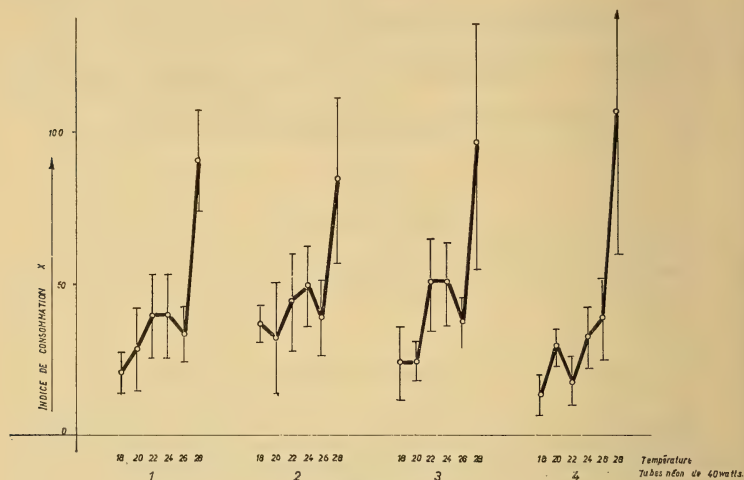


FIG. 1.

TABLEAU GÉNÉRAL DE LA CONSOMMATION ALIMENTAIRE
En fonction de la lumière

Pour la lumière aussi bien que pour la température, il faut distinguer les effets dus aux rythmes des variations de ceux provenant des variations elles-mêmes.

Nos recherches ont porté sur cette deuxième alternative.

3. EXPÉRIMENTATION

A. MATÉRIEL

Nous avons utilisé 4 populations de 7 *Tilapia rendalli* (Poids moyen: 28,6 g. Longueur moyenne: 11,4 cm.). Ils ont été placés dans 4 bacs d'éternite avec une seule face vitrée, contenant 235 l. d'eau douce. (Longueur 97 cm, Largeur 50 cm., Hauteur 50 cm.). L'eau était maintenue à température constante par un corps de chauffe électrique couplé avec un thermostat; elle était filtrée en circuit fermé au charbon actif. L'éclairage était assuré par des rampes de 4 tubes néon « blancs » de 40 watts chacun, placées à 40 cm. au-dessus de la surface de l'eau.

B. MÉTHODES

Les observations portaient sur des périodes de 20 jours consécutifs, après une période d'adaptation de quelques jours.

Nous avons relevé par la méthode des volumes comparés, (voir communication précédente) les indices de consommation journaliers pour des températures de 18 à 28° C. et pour des intensités lumineuses de 40, 80, 120, 160 watts.

C. RÉSULTATS

TABLEAU I

Indices de consommation moyens

Eclairement:		40	80	120	160	watts
TEMPÉRATURE	18°	20,152	36,031	23,481	11,942	moy.
		6,752	6,762	12,253	5,650	e.s.
	20°	28,571	30,528	22,595	28,124	moy.
		14,009	18,157	5,503	4,873	e.s.
	22°	38,838	42,787	49,148	16,382	moy.
		13,839	15,883	15,312	9,154	e.s.
	24°	38,775	48,316	48,713	31,349	moy.
		13,723	12,672	13,614	10,296	e.s.
	26°	33,893	37,775	36,057	36,778	moy.
		9,307	12,370	7,826	13,364	e.s.
	28°	89,646	82,828	94,444	103,535	moy.
		17,559	27,263	40,026	45,014	e.s.

D. DISCUSSION DES RÉSULTATS

1. Analyse statistique de la variance

TABLEAU II

Variance en fonction de la lumière

Lumière:	F	C	Non significatif
40 watts	67,5714	4,223	22-24°,
80 watts	27,1960	10,178	18-20°, 22-24°, 24-26°
120 watts	35,4288	12,604	18-20°, 22-24°, 24-26°
160 watts	42,6454	14,474	18-20°, 18-22°, 24-26°

F = Signification globale (***) pour tous les éclairagements)

C = Différence entre 2 moyennes, significative à 0,05

En regardant le graphique (fig. 2) on constate que pour tous les éclairagements on trouve *un palier* pour les températures proches entre 22 et 24° sauf pour 160 watts.

Pour tous les éclairagements, on trouve une *chute de l'indice à 26°*, pas toujours significative, mais toujours clairement indiquée sur le graphique... sauf pour 160 watts.

Pour n'importe quelle intensité, les différences entre 18, 24 et 28° sont toujours significatives.

On a donc trois niveaux de réactivité bien différenciés.

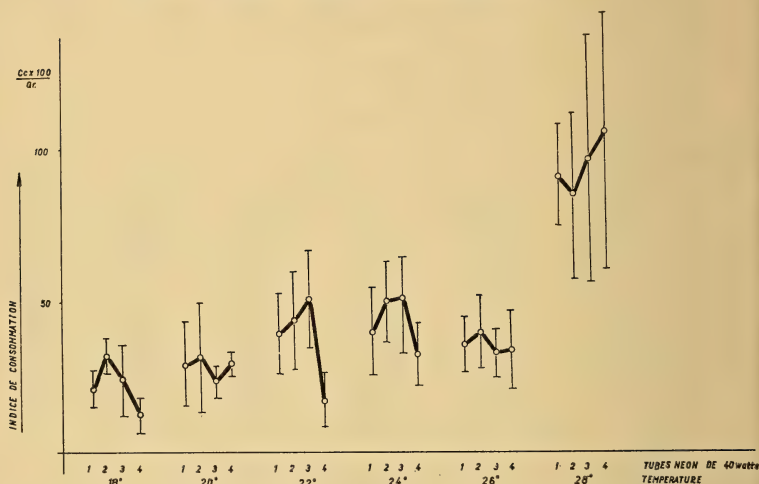


FIG. 2.

TABLEAU GÉNÉRAL DE LA CONSOMMATION ALIMENTAIRE
En fonction de la température

TABLEAU III

Variance en fonction de la température

Température:	F	C	Non significatif
18°	27,8460	5,364	—
20°	2,3430	6,288	40-80 w, 120-160 w
22°	20,3348	19,784	40-80 w, 40-120 w
20°	8,2611	8,206	80-120 w,
26°	0,6448	7,092	40-160 w,
28°	1,1035	23,432	40-160 w,

On constate que l'influence de la lumière est bien différente suivant les paliers mis en évidence précédemment:

De 18 à 20° un éclairage de 120 watts a une action *inhibitrice* sur la prise d'aliments.

De 22 à 24° l'inhibition n'intervient que pour 160 watts. De 26 à 28° la lumière ne joue plus de rôle déterminant, la variabilité étant considérable pour chaque température. En plus, *quel que soit l'éclairage*, il y a une *inhibition pour 26°* et une très forte *augmentation pour 28°*.

En ce qui concerne le premier phénomène, nous pensons qu'il est dû à l'augmentation du coefficient d'agressivité (nombre d'attaques moyen par poisson dans les circonstances de température et d'éclairement déterminées, pointage de 5 min. à heure fixe.), à 26° on trouve la valeur maximum (4,753). Cela expliquerait l'inhibition générale à cette température. D'autre part, il est probable que l'augmentation d'intensité de la lumière provoque une inversion de l'effet comme l'a démontré LE MAGNEN pour l'olfaction (1960).

Le comportement devient alors irrégulier, les poissons ne se rendant à la source de nourriture que lorsque leurs réserves sont épuisées pour se jeter goulument sur les aliments.

Cela semble confirmé par le fait que la variance augmente avec l'intensité lumineuse.

TABLEAU IV

Variance en fonction de l'éclairement

Eclairement	Variance intra-lux
40 watts	178,364
80 watts	259,029
120 watts	397,124
180 watts	523,797

Nous trouvons une inhibition du comportement de nutrition pour 120 watts à 18°, pour 160 watts à 22 et 24° due à l'intensité lumineuse, puis cet effet disparaît... Nous proposons l'hypothèse suivante pour expliquer ce curieux phénomène.

Le niveau d'activité, c'est-à-dire, le seuil à partir duquel les motivations peuvent provoquer une action, est dépendant de la température. L'action de l'éclairement est d'abord stimulante puis inhibitrice. La combinaison de ces deux variables explique d'une part les paliers que nous avons observés et d'autre part, le déplacement de l'inhibition avec l'élévation de la température. A 26° l'interférence due à l'abaissement du seuil d'activité du comportement agressif

masque complètement l'effet de l'éclairement. A 28°, le seuil d'activité est si bas que là non plus, la luminosité ne joue aucun rôle déterminant.

RÉSUMÉ

L'influence de l'intensité d'éclairement est observée sur une population de poissons soumise à différentes températures.

On mesure l'indice de consommation. Celui-ci augmente avec l'élévation de la température, par paliers successifs. (Pour une température de 26° les résultats sont probablement faussés par l'abaissement du seuil de l'agressivité, freinant la consommation alimentaire).

L'effet de l'intensité lumineuse n'est pas le même suivant les paliers considérés: de 18 à 20° une faible intensité active la consommation, une intensité moyenne ou plus forte inhibe le comportement de nutrition. De 22 à 24° l'inhibition n'apparaît que pour les fortes intensités, de 26 à 28° l'intensité lumineuse ne semble plus jouer de rôle.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wurde der Einfluss der Lichtintensität auf eine Population von Fischen, die verschiedenen Temperaturen ausgesetzt wurde, beobachtet.

Man misst den Index des Nahrungsverbrauches. Dieser erhöht sich bei Anhebung der Temperatur in aufeinanderfolgenden Stufen. (Für eine Temperatur von 26° sind die Resultate vermutlich verfälscht durch die Senkung der Reizschwelle der Angriffslust, die die Nahrungsaufnahme behindert.)

Die Wirkung der Lichtintensität ist je nach betrachteter Temperaturstufe verschieden: zwischen 18° und 20° beschleunigt eine schwache Intensität den Nahrungsverbrauch, eine mittlere oder stärkere hemmt das Ernährungsverhalten. Von 22° bis 24° tritt eine Hemmung nur bei starken Intensitäten auf. Von 26° bis 28° scheint die Lichteintensität keinen Einfluss zu haben.

SUMMARY

The influence of light-intensity on the behaviour of a population of fish at different temperatures has been studied.

The food-intake index is measured; it is shown to increase stepwise with temperature. (At 26° C the results are probably distorted by a lowering of the aggressivity threshold, which slows down the rate of nutrition).

The effects of light intensity differ at each step: between 18 and 20° C, a low intensity activates feeding, a medium or high intensity inhibits the feeding behaviour. Between 22 and 24° C, inhibition takes place only with high light-intensities. Above 26-28° C, light-intensity does not seem to have any effect.

BIBLIOGRAPHIE

- ALBASTER et DOWING. 1966. *A field on laboratory investigation of the effect of heated effluents fishes*. Minist. of Agriculture, Fisheries and Food, Fish Invest. Ser. 1, 6 (4), London.
- ALLEE, W. C., O. PARK, K. P. SCHMIDT et A. E. EMERSON. 1949. *Principles of animal ecology*. Philadelphia W. B. Saunders Company.
- ATZ, J. W. et G. E. PICKFORD. 1964. *La glande pituitaire et ses rapports avec la reproduction des poissons dans la nature et en captivité*. FAO Fisheries Biology Technical paper No. 37.
- BARR, W. A. 1963. *The endocrine control of sexual cycle in the plaice, Pleuronectes platessa*. Gen. Comp. Endocr. 3 (3): 197-225.
- BENOIT, J. 1964. *The role of the eye and of the hypothalamus in the photostimulation of gonads in the duck*. Annals of the N.Y. Acad. of Sci., Vol. 117, art. 1, pp. 23-24.
- BRETT, J. R. 1952. *Temperature tolerance in young Pacific salmon Onchorhynchus*. J. Fisheries Research Board Canada, 9: 265.
- BURGER, J. W. 1941. *Some further experiments on the relation of the external environment to the spermatogenic cycle of Fundulus heteroclitus*. Biol. Bull. 80: 31.
- CRAIG-BENNET, A. 1931. *The reproductive cycle of the three-spined stickleback* (cité par Aronson, 1957: The Physiol. of fishes, Acad. Press., N.Y.).
- CRISTIAN, A., A. NICOLAU, S. GROZAVU, M. LONESCUIVARO et S. LUSCAN. 1952. *La reproduction précoce de la carpe*. Bull. Inest. Cerc. Pisc., 22 (1): 5-20 (cité par FAO Techn., paper n° 37).
- ENRIGHT, J. T. 1966. *Influence of seasonal factors in the activity of Carpodactus mexicanus*. Ecology. 47: 662-666.
- FREY, F. E., J. R. BRETT and GLAWSON, FRY and all. 1942. *Lethal limits of temperature for young goldfish*. Rev. Can. Biol., 1-50 (cité par Doudoroff, Physiol. of fishes Acad. Press., N.Y., 1957).
- LE MAGNEN. 1960. *Nouvelles données sur le mécanisme d'établissement des appétits*. C. R. Soc. Biol. 154: 1455-1458.
- MOORE, J. A. 1940. *Stenothermy and eurythermy of animals in relation to habitat*. Amer. Nat. 74, 751: 188-192.
- PEYRAUD, C. 1965. *Recherches sur la régulation des mouvements respiratoires chez quelques Téléostéens. Analyse du réflexe optorespiratoire*. Thèse. fac. sci. Toulouse.
- PIERON. 1966. *Psychophysiologie du comportement*. Ds. Traité de psychologie expérimentale, Presses Univ. de France.
- ROYCE, W. F. 1951. *Breeding habits of lake trout in New York*. Fishery Bull. Fish and Wildlife, Service. 52: 57.
-

Observations on the Shell structure of *Calypptogena*

(*Vesicomysidae*; *Bivalvia*; *Mollusca*)

by

Jean-Jacques OBERLING

Musée d'Histoire Naturelle
Bern, Switzerland

and

Kenneth Jay BOSS

Museum of Comparative Zoology
Harvard University
Cambridge, Mass., U.S.A.

With 2 fig. and 1 plate

INTRODUCTION

Recently a number of new species of the predominantly archibenthic bivalve family Vesicomysidae have been described (Boss, 1967; 1968). Representatives of this group are distributed throughout the world and have been encountered by nearly every deep-sea expedition; their position in relation to other heterodont bivalves has been contested (Boss, in press).

Calypptogena was introduced by DALL (1891) into the family Carditidae and subsequently considered in the Arctidae (Cyprinidae) by OKUTANI (1966). With all vesicomysids, *Calypptogena* shares the common features of a dehiscent periostracum, posteriorly sinuous pallial line, chalky shell and more or less deep-sea habitat. The unusually thick, ponderous shell and the peculiar dental and ligamental characteristics of *Calypptogena* are distinctive (Boss, 1968). The microscopic structural features of the shell were deemed promising characters to determine the systematic placement of *Calypptogena* and its allies.

ACKNOWLEDGMENTS

The specimens sectioned for this study were collected by the R/V John Elliott Pillsbury of the Institute of Marine Sciences of the University of Miami and sent to the junior author by Dr. Frederick M. Bayer.

Photographs were prepared by the senior author and the manuscript was read critically by Dr. W. J. Clench, Dr. R. D. Turner and Mr. Richard I. Johnson.

METHODS AND SECTIONS

The sections have been studied in ordinary and polarized light with magnifications of up to 700. Sections of various orientations were observed, but the most useful were found to be the vertical radial sections. The grained structure of the ectostracum of *C. ponderosa* appears much the same in sections of all orientations, and the inner layers are virtually homogeneous in horizontal sections. Polished and thin sections were prepared by cutting and grinding with a diamond wheel and fine carborundum abrasive.

DESCRIPTION

The genus *Calyptogena*

Calyptogena Dall 1891, Proc. U.S. Nat. Mus., 14:189 (type-species, by monotypy, *Calyptogena pacifica* Dall, 1891, p. 190; type-locality, *Albatross I* station 3077, off Dixon Entrance, Alaska in 322 fathoms).

Six species are known in the genus *Calyptogena*, and four of these are concentrated in the Caribbean-Eastern Pacific area. The west African, *C. valdiviae* and the Japanese, *C. soyae* are the remaining species. *C. stearnsii* and *C. lepta* of the eastern Pacific are tentatively placed in the genus while *C. pacifica*, the type-species also from the eastern Pacific, and *C. ponderosa* from the Caribbean Sea are among the most distinctive forms. All species are archibenthic, living in comparatively deep water usually in soft, muddy substrates; *C. valdiviae* has been taken in 2500 meters. Only the shell microstructure of *C. pacifica* and *C. ponderosa* was studied.

Macroscopic characters of the shell

Maximum length 114 mm, maximum height 76 mm, weight to 140 grams, elongate-elliptical to subovate in outline, inequilateral, equivalve, heavy and solid. Sculpture irregular, not well developed, consisting of fine concentric lirations;

growth rings sometime evident. Escutcheon usually deeply excavated; ligament posterior, strong, deeply inset, and subtended by raised nymphal callosities. Right valve with two cardinal teeth beneath umbo; dorsal tooth broad and thickened; ventral tooth narrow. Left valve with two subumbonal cardinal teeth; posterior tooth larger and rather pointed; anterior tooth smaller and rather thickened; additional posterior cardinal tooth consisting of elongate crease beneath nymphal callosity. Adductor muscle scars subequal; pallial line weakly sinuous posteriorly. Shell substance chalky; covered in living specimens with dehiscent periostracum.

Microscopic characters of the shells ¹

The shell of *Calyptogena ponderosa* has a grained ectostracum and a very vaguely structured, almost homogeneous mesendostracum. The same structure is found in the other *Calyptogena* examined here, *C. pacifica*, though there are differences in the relative thicknesses of the outer two layers and in other details which will be mentioned later. It is, incidentally, the grained and rather loose structure of the ectostracum which produces the chalky appearance of the shell surface of *Calyptogena*.

Ectostracum

The ectostracum of *Calyptogena ponderosa* (Pl. I, figs. 1, 2), secreted on the rather deep, non-reflected marginal region of the shell, attains a thickness of about $1\frac{1}{2}$ mm in the adult, which is unusually thick when considered in relation to the shell as a whole, whose maximum thickness, outside the hinge, is little more than 2 mm. The structure of this ectostracum is that referred to as grained by BÖGGILD (1930, pp. 250 and 286). This, in the upper portions of the layer, is as indicated on fig. 1 and Pl. I, fig. 1. The bigger grains average about 5 microns in diameter and grade down to granules of $\frac{1}{2}$ micron or even less (fig. 1). These grains are irregular in shape, generally with angulations, and sometimes even embayments (fig. 1). The grains, in this portion of the layer, tend to be at least partially isolated from each other by well defined walls that show up clearly even in non-polarized light. These walls together form a very complex pattern, labyrinthic where cell walls are not complete or cellular where they are, and speckled with various inclusions. The portions of grain boundaries that are not set out by walls may be determined through the different aspect of the individual grains under polarized light, the extinction pattern being generally distinct for each grain. Small walled granules may appear here and there between the grains, but granules are especially common within these main structures, to the extent that the latter often seem to be virtually composed of aggregates of the former. Such "internal" granules are not separated

¹ The layer terminology used here is that introduced by OBERLING (1955).

by walls but are distinguished as brighter areas within the grains. Reflected light beams and differential refraction from the irregular grain surfaces might account for part of this phenomenon, but since luminous granules also show up in otherwise relatively homogeneous areas, where grains are absent, it appears unlikely that all such granules are mere optical phenomena.

Further down in the layer there appears a gradually clearer differentiation between grains that are bounded by walls and those that are not, the former

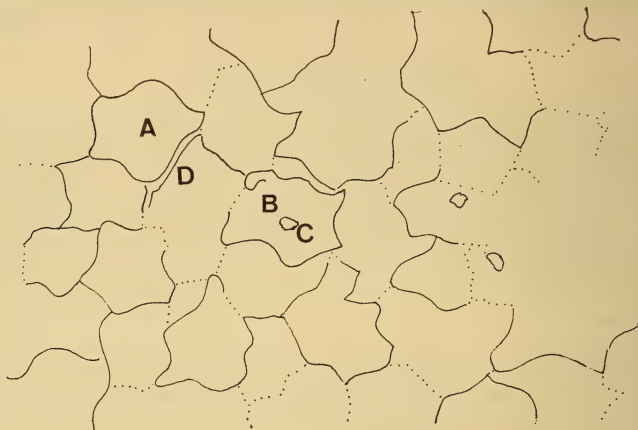


FIG. 1.

Grained structure of ectostracum of *C. ponderosa*

A. Normal big grain, with a 5μ diameter

B. Irregular, embayed grain.

C. Granule within (or below, or above) grain.

D. Grain non-contiguous with its neighbour.

Solid lines = "walls"

Dotted lines = limits of grains as determined by differential refraction.

becoming very strongly defined, the others tending more and more to form an almost homogeneous "ground" whose components become distinct only at about extinction¹. The well defined grains tend to become scarcer further down in the ectostracum until close to the base of that layer, they are usually few and far apart.

Near the base of the layer, all major units tend to show an increase in size, and grains there are 20 or more microns in diameter. Just above the mesectostracal boundary is generally found a thin sublayer of well bounded grains that are often

¹ The optic axes are, so far as this «ground» is concerned, on the whole perpendicular to the growth lines, as is the case for the lower layers, but extinction is more complete for some grains of this «ground» than for others, and it is thus that they may still be differentiated.

elongate in the vertical direction and that may even show an overlapping pattern with the lower grains appearing to overlap on those above ¹.

A few growth sublayers (OBERLING, 1964) in the adult part of the shell also show coarse and elongate grains, and these tend often to exhibit, as they do in the lowermost ectostracum, a radial extinction, as in the case of complex structures (BØGGILD, 1930, p. 255).

In addition to all the preceding, opaque granules, probably similar to the "granula" mentioned by NEUMANN (1959) for the gastropod *Theodoxus*, appear on thick sections of *Calyptogena*. These may reach a diameter of 2 microns or even more, appear to be of a very complex nature and contribute greatly to the general opacity of the ectostracum. They are somewhat patchy in distribution, and within each of these areas are often aligned along growth lines.

The ectostracum of *Calyptogena pacifica* (Pl. I, fig. 3) is structurally very similar to that of *C. ponderosa* in its upper portions, but differs from the latter in that it maintains this same structure throughout its thickness.

Mesostracum

This layer is extremely thin in *Calyptogena ponderosa* (only about 1/30 of the ectostracal thickness) and appears as a shiny film on the inside of the shell between the pallial line and the margin. Its structure would have been considered homogeneous by BØGGILD (1930, p. 245). Indeed, little trace of any structural element is observable in ordinary or polarized light, except at or near extinction. Under such conditions, vague outlines of major, more or less vertically oriented elements of uncertain identity may be discerned, as well as a more or less right angled network of irregular, mostly lamellar, platelets that show little evidence of relationship to these outlines but may nevertheless represent some kind of incipient or residual second-order lamellation (fig. 2).

No opaque "granula" could be discerned in the mesostracum of the main portion of the shell, which fact explains its lesser opacity as compared with the otherwise identically structured endostracum. The optic axes are vertical throughout, (*i.e.* perpendicular to the growth planes) and the extinction is much more complete than in the case of the endostracum beneath.

In the hinge the mesostracum is much thicker and moreover shows a slightly different structure than in the main shell portion. In the young stages of that region of the shell, the structure of the layer is grained, much as in the ectostracum with, moreover, an extreme profusion of opaque "granula"; later on, the structure becomes much more like that in the rest of the mesostracum, except that here the "major structures" are more clearly defined, and in part at least of the complex-crossed-lamellar type (see BØGGILD, 1930, p. 255).

¹ Although of course it is those above that are secreted between the ends of those below.

The mesostracum of *Calyptogena pacifica* has the same structure as that of *C. ponderosa*. However, it is relatively and absolutely much thicker (about 4 times as thick as the ectostracum, but getting much thinner towards the apex). Further, its structure in the hinge is much more similar to that in the main body of the valve than is the case for *C. ponderosa*.

Endostracum

The structure of the endostracum is much like that of the mesostracum, and in fact some of the vaguely outlined major structural elements are, to all evidence



FIG. 2.
"Platelets" of the lower two layers of
C. ponderosa. Main structures about $5\ \mu$ across.

continuous from one layer to the next. The platelets are not everywhere present, and especially where the outlines of the main structures are relatively well defined, may be obsolescent or lacking altogether.

Some portions of the upper part of the layer show quantities of light spots of grain or granular size (Pl. I, fig. 2, 6, light upper regions); a few very thin sublayers of prisms and granules may be observed, and opaque granula similar to, though of somewhat smaller size than those of the ectostracum show up, especially in the upper portions of the layer; the optic axes are, as in the mesostracum, perpendicular to the growth planes, but the extinction tends to be here much less complete.

The endostracum of *C. pacifica* is very similar to that of *C. ponderosa*, but no sublayers of prisms or granules could be detected.

Periostracum, Myostracum

Both these layers are present and both very thin, the pallial myostracum often appearing as isolated prisms, separated from each other by wide areas where that layer is totally absent, and hence the mesostracum and endostracum in direct contact.

DISCUSSION

DALL (1891) originally placed *Calyptogena* in the Carditidae; his decision may have been based on the superficial resemblance of the hinge structure of *Calyptogena pacifica* and *Cardita affinis* Sowerby from the west coast of Mexico.

Certainly the configuration of the cardinal teeth in both these species is similar, but upon closer examination it appears to be of a superficial nature. *Cardita* has a distinctly bilobed and protuberant subumbonal cardinal tooth, whereas in *Calyptogena* the heavy subumbonal cardinal is merely blunt, not bifid, and anteriorly coextensive with the anterior cardinal tooth which parallels the hinge line. Distal lateral dental elements are evident in *Cardita* but lacking in *Calyptogena*.

Macroscopic characteristics which indicate that *Calyptogena* is not of carditid affinities include the general structure of the shell. Carditid traits such as strong radial sculpture, ventral crenulations, polished interior, and brownish coloration are totally dissimilar to the chalky, ponderous, smooth, and whitish valves of *Calyptogena*. In addition, many carditids are byssate and live in shallow water; *Calyptogena* does not have a byssus—at least in the adult condition—and inhabits deep water.

Of all the shells known to the authors, those of *Arctica islandica* and that of the venerid *Tivela stultorum* most closely approximate the structure of *Calyptogena*.

The structure of *Arctica islandica* is very close to that of *Calyptogena*, with a grained ectostracum and mostly homogeneous mesendostracum; however, in *Arctica*, the mesostracum is grained in the younger growth stages of the shell, and the endostracum contains many sublayers of grains and granules, which produce the excellent parting planes that are a plague to those trying to section that mollusk. The opaque granula also are extremely numerous and in the endostracum tend to be elongate and come to resemble tubules.

In the earlier stages, *Tivela stultorum* of the Veneridae shows a structure very similar to that of *Calyptogena* (grained ectostracum, mesendostracum with a homogeneous, vaguely complex structure), while in the later growth stages crossed-lamellae appear that finally make up the whole ectostracum and upper mesostracum, as in many other venerids (OBERLING 1964, p. 40).

BØGGILD (1930, pp. 278-9) included *Cardita* in his discussion of the Astartidae. In this genus and related ones (*Begonia*, etc.) the shells are structurally rather uniform and possess a mesectostracum of crossed-lamellar structure and a complex endostracum, all structures being typically and fully developed. Moreover, there is a rather dense system of tubulation that runs through the two lower pallial layers and is very characteristic of the Carditidae (OBERLING, 1964).

In contrast to *Cardita*, the shell of *Calyptogena* has, as indicated above, a homogeneous mesendostracum with traces of complex structure, while the ectostracum is grained throughout, or almost so. When these differences are added to the gross morphological differences between the Vesicomidae and Carditidae, it appears evident that *Calyptogena* could not possibly be closely related to the Carditidae.

In view of the structural similarity of *Calyptogena* to certain venerids and to *Arctica islandica*, which has been considered veneroid in its affinities (NICOL, 1951),

it is most probable that this genus and the Vesicomysidae, as a whole, are closely allied to the Veneridae and should be at least considered in the superfamily Veneracea along with the Veneridae, Cooperellidae and Glauconomidae (NEWELL, 1965).

SUMMARY

The shell structure of the archibenthic pelecypods *Calyptogena ponderosa* and *C. pacifica* has been examined with the polarizing microscope. It was found that the outer calcareous layer was grained, the two inner layers more or less homogeneous. This structure is very close to that of *Arctica islandica* and of some Venerids such as *Tivela stultorum*, and it is thus probable that *Calyptogena* is related to these forms rather than to the genus *Cardita*, as had been proposed by Dall.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Schalenstruktur der beiden Muscheln *Calyptogena ponderosa* und *C. pacifica* wurde mit Hilfe des Polarisationsmikroskopes untersucht. Es wurde festgestellt, dass die äussere Kalkschicht granuliert ist und die beiden inneren Schichten mehr oder weniger homogen sind. Diese Struktur steht derjenigen von *Arctica islandica* und von einigen Veneriden wie *Tivela stultorum* sehr nahe und es ist daher wahrscheinlich, dass *Calyptogena* mit diesen Formen mehr verwandt ist als mit der Gattung *Cardita*, wie Dall vorgeschlagen hatte.

RÉSUMÉ

La structure de la coquille des lamellibranches archibenthiques *Calyptogena ponderosa* et *C. pacifica* a été étudiée à l'aide du microscope polarisant. Il a pu être constaté que la couche calcaire extérieure est granuleuse; les deux couches intérieures sont plus ou moins homogènes. Cette structure est très proche de celle de l'*Arctica islandica* ainsi que de celle de Vénérides tels *Tivela stultorum*, et il est donc probable que *Calyptogena* est apparentée à ces espèces plutôt qu'à *Cardita*, comme DALL l'avait pensé.

LITERATURE CITED

- BØGGILD, O. B. 1930. *The shell structure of the mollusks*. D. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Skrifter, Naturvidensk. og Mathem. Afd., ser. 9, 2 (2): 235-325, pls. 1-15.
- BOSS, K. J. 1967. *A new species of Vesicomys from the Caribbean Sea (Mollusca, Bivalvia, Vesicomysidae)*. Breviora, Mus. Comp. Zool., No. 266: 1-6, 5 figs.
- 1968. *New species of Vesicomysidae from the Gulf of Darien, Caribbean Sea (Bivalvia, Mollusca)*. Bull. Mar. Sci., 18 (3): 731-748, 28 figs.
- in press. *Systematics of the Vesicomysidae (Mollusca, Bivalvia)*. Abstract for 3rd European Malacological Congress.

- CAYEUX, L. 1916. *Introduction à l'Étude pétographique des Roches sédimentaires*.
- DALL, W. H. 1891. *On some new or interesting west American shells obtained from the dredgings of the U.S. Fish Commission Steamer Albatross in 1888, and from other sources*. Proc. U.S. Nat. Mus., 14: 173-191, pls. 6-7.
- NEWELL, N. D. 1965. *Classification of the Bivalvia*. Amer. Mus. Novit. No. 2206, 25 p., 3 text-figs.
- NICOL, D. 1951. *Recent species of the veneroid pelecypod Arctica*. Jour. Washington Acad. Sci., 41 (3): 102-106, 4 figs.
- NEUMANN, 1959. *Variabilität der Farbmuster aus der Schale von Theodoxus fluviatilis*. Zeits. Morph. Ökol. Tiere, 48: 349-411, 24 fig.
- OBERLING, J. J. 1955. *Shell structure of the American Pelecypoda*. Jour. Wash. Acad. Sci. 45: 125-130.
- 1964. *Observations on some structural features of the pelecypod shell*. Mitt. Naturf. Gesell. Bern (N.F.), 20: 1-60, 3 figs., 6 pls.
- OKUTANI, Y. 1966. *Identity of Calyptogena and Akebiconcha (Bivalvia, Cyprinidae)*. [In Japanese, with English Summary]. Venus, 24 (4): 297-303, pls. 27-28.
- WEYMOUTH, F. W. 1923. *Life history and growth of the Pismo clam*. California Bur. Commercial Fish., Bull., No. 7, pp. 1-20.

PLANCHE I

FIG. 1. (left above)

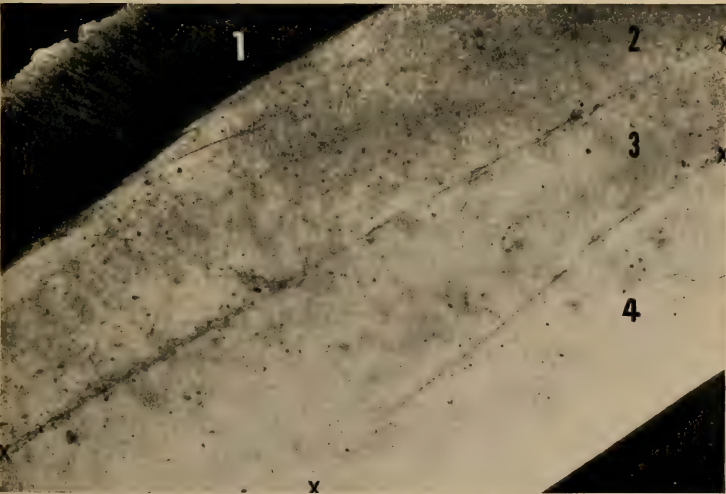
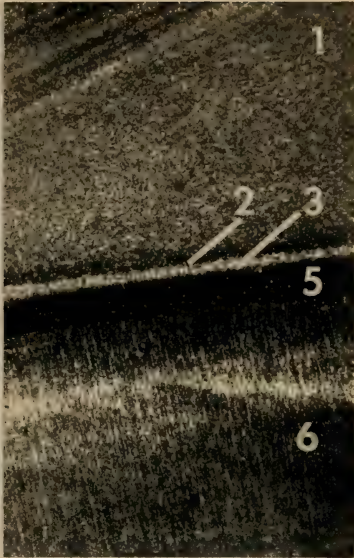
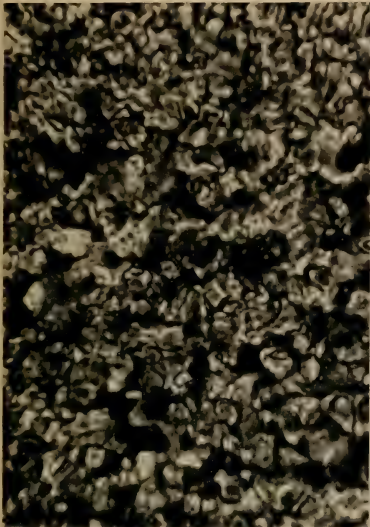
Calyplogena ponderosa Boss. (X 750) Tangential section of upper ectostracum. Margin of shell upwards. The "walls" partly enclosing the grains are clearly seen, as are the "luminous granules" within the grains.

FIG. 2. (right above)

Calyplogena ponderosa Boss. (X 50). Longitudinal section, showing lower ectostracum, mesostracum and upper endostracum. Shell margin to the right. 1, 2, 3 = lower quarter of ectostracum; 5 = mesostracum; 6 = endostracum. Light spots in ectostracum are mostly grains, in endostracum grain- or granular-sized luminous spots. In ectostracum, 2 represents the portion of the lower fraction of the layer at extinction, with dark "ground" and a few light grains; 3 is the coarse-grained sublayer just above the mesectostracal boundary. Although almost at extinction, the endostracum is lighter than the mesostracum and shows patches with luminous spots as well as the outlines of presumably complex major structures (vertical stripes).

FIG. 3. (below)

Calyplogena pacifica Dall (X 50). Longitudinal section through a valve, showing the relatively thick mesostracum (2-3) the thin grained ectostracum 1 and the endostracum 4. The myostracum consists of the broken oblique lines between 3 and 4, whose boundaries are indicated by XX. The strong line above this, between 2 and 3, whose ends are similarly labeled, is a growth line within the mesostracum.



Deuxième Note¹ sur quelques Coleoptera Lucanidae nouveaux ou peu connus

par

Melchior O. de LISLE

(Paris)

Avec 22 figures dans le texte

La présente Note a pour objet de décrire 11 espèces de Coléoptères Lucanides qui ne figurent pas aux derniers catalogues publiés (DIDIER et SÉGUY 1953, BENESH 1960) et qui sont apparemment inédites.

Elle complète en outre notre connaissance de 8 espèces déjà nommées mais restées plus ou moins rares dans les collections.

La longueur des exemplaires est prise de la pointe des mandibules à l'apex des élytres. La largeur est la largeur maximum.

Sauf indication contraire, les holotypes sont provisoirement conservés dans notre collection.

Quelques indications bibliographiques sont données *in fine* ; une littérature plus complète concernant les espèces déjà connues figure aux catalogues précités.

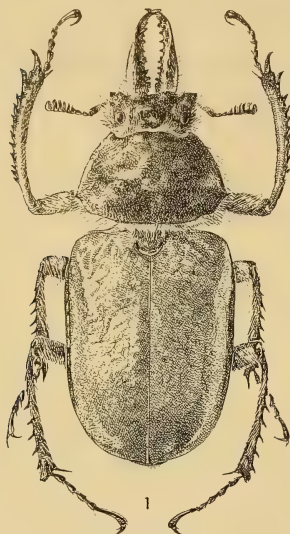
Sphenognathus pristis n. sp.

♂ Dessus et dessous brun clair, avec une irisation métallique verte ou violette assez marquée sur la tête, les mandibules, le pronotum, l'écusson et le dessous, pattes comprises. Elytres portant des traces de courte pilosité. Tête, mandibules, pronotum, écusson, pièces sternales et ventrales, pattes, couverts d'une longue

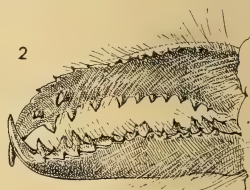
¹ La première Note a paru dans la présente Revue, tome 74 fascicule 2, n° 10: 521-544, 1967.

pilosité gris-jaune, très dense sur le métasternum et les fémurs et particulièrement longue sur les canthus et sur les mandibules.

Tête fortement transverse, grossièrement ponctuée et marquée d'une fossette en V sur le vertex. Canthus parallèles, à angles antérieurs pointus mais non épineux. Mandibules parallèles, brusquement coudées à l'apex. Chacune d'elles,



Sphenognathus pristis n. sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.



Sphenognathus pristis n. sp.
Vue latérale
de l'armature mandibulaire ♂.

très comprimée, forme une haute carène verticale, dont le couronnement et la marge interne sont hérissés de dents se succédant à la manière d'une scie. Sur la face interne, quelques dents irrégulières font aussi saillie.

Pronotum transverse et très convexe, bossué de façon indistincte sur le disque; angle médian relevé en une légère épine précédée d'une fossette; angle postérieur effacé. Marge latérale rebordée, non crénelée. Disque couvert d'une ponctuation grossière, qui devient plus fine et plus serrée sur les marges.

Elytres finement vermiculés et très finement chagrinés; épaules effacées; angle apical coupé d'équerre, non épineux.

Fémurs légèrement ponctués. Tranches externes des protibias, mésotibias et métatibias garnies de nombreuses dents aiguës. Tarses très allongés, l'article V égal à la somme des articles II-III-IV.

Holotype: 1 ♂ (fig. 1), longueur 32 mm, largeur 13 mm, Cumbase, Pérou, ex-coll. J. Clermont.

Cette espèce rappelle *S. pubescens* Waterh. par certains caractères, notamment sa coupe mandibulaire et sa pilosité très abondante. Mais elle s'en distingue par l'armature mandibulaire, par l'unique épine pronotale (deux épines chez *pubescens*) et par la denticulation des six tranches tibiales (inermes chez *pubescens*).

L'armature mandibulaire est ici remarquable. Tous les *Sphenognathus* vrais ont les mandibules dentées intérieurement et beaucoup d'entre eux (*S. feisthameli* Guér., *S. nobilis* Parry, *S. canaliculatus* Parry, ...) montrent une trace de denticulation supérieure, mais chez *pristis* cette armature est hypertélique (fig. 2), comme la denticulation des tranches tibiales.

***Rhaetulus didieri* de Lisle**

Cette espèce n'a fait l'objet que d'une brève diagnose (1969, p. 134), d'où la nécessité d'une description détaillée.

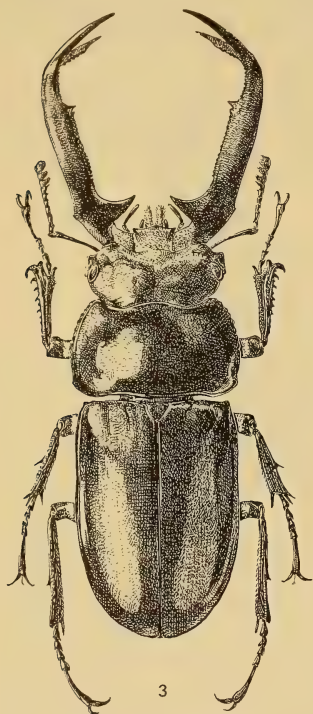
♂ major. Stature allongée. Dessus d'un noir de poix; quelques exemplaires montrent des taches indistinctes roux foncé sur les côtés du pronotum; le plus souvent chaque élytre porte une tache rousse discale à bords indistincts sur la moitié distale, étirée obliquement en direction du calus huméral. Dessous d'un noir brillant de jais, à l'exception des six fémurs qui sont d'un orange vif dessus et dessous, les genoux étant rembrunis.

Tête fortement transverse; angles antérieurs arrondis; canthus parallèles, avec l'angle antérieur coupé d'équerre, non épineux; joues coupées à 45°, retrécissant fortement l'occiput. Epistome large, bien avancé, légèrement excavé, tricuspidé avec la pointe médiane aiguë. Surface luisante, uniformément et finement chagrinée. Mandibule très longue, fine et flexueuse, s'élevant d'abord au-dessus de la tête en émettant vers l'arrière une longue apophyse triangulaire, puis se cambrant vers le bas et se terminant par une longue fourche verticale arrondie en U. Chaque mandibule est convexe par-dessus, plate par-dessous, les tranches interne et externe étant pourvues d'une denticulation serrée; au 1/3 apical, une dent se détache de la denticulation interne. Au droit de l'apophyse basale, une carinule inférieure sinueuse rejoint le submentum. Surface mandibulaire mate, régulièrement chagrinée (d'un chagrin moins fin que sur la tête). Antenne avec un appendicule épineux à l'article VII.

Pronotum fortement transverse et fortement convexe. Angle antérieur effacé; angle médian placé très bas, un peu excavé et arrondi; angle postérieur nul. Marge antérieure avancée, marge postérieure sinuée, marge latérale fortement crénelée.

Elytres allongés, convexes, arrondis à l'apex; calus effacés; une petite épine humérale. Le pronotum et les élytres sont luisants, chagrinés d'un grain très fin (plus fin encore que sur la tête).

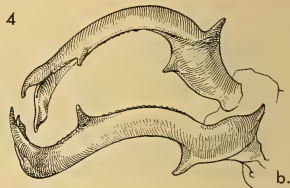
Mentum et submentum finement chagrinés. Dessous brillant, entièrement lisse à l'exception d'une ponctuation sur les marges du métasternum et sur les épisternes métasternales.



Rhaetulus didieri de Lisle.
Vue dorsale du ♂ holotype.



a.



b.

Comparaison
des armatures mandibulaires ♂♂ chez:
a. *Rhaetulus didieri*,
b. *Rhaetulus speciosus*.

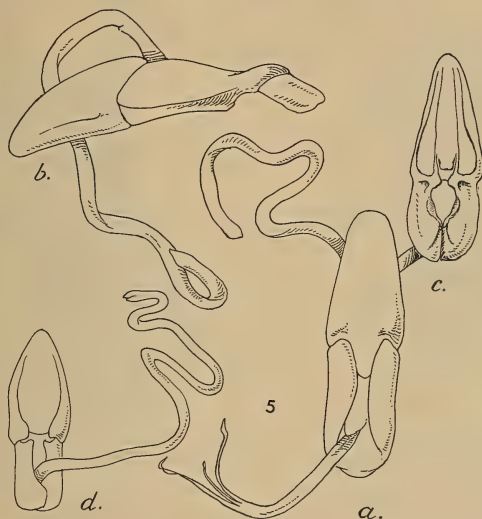
Pattes robustes; deux fortes dents géminées à l'apex des protibias, recourbées et précédées de quelques dents de taille croissante; mésotibias avec une longue épine médiane; métatibias avec une courte dent médiane. Des broses de soies sous les tarses.

Holotype: 1 ♂ (fig. 3), longueur 75 mm, largeur 20 mm, Cameron Highlands, Central Malaya, 1600-2000 m, 1-v-1967, P. Pfanner leg. Déposé au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève. 1 paratype à Genève, 3 paratypes dans notre collection.

♀: inconnue.

Cette espèce spectaculaire est la plus grande du genre identifiée jusqu'à présent. Nous avons eu en mains des exemplaires de 75 mm, alors que les plus grands ♂♂ de *crenatus* Westwood et de *speciosus boileau* Didier ne dépassent pas 65 mm.

La forme de la mandibule ♂ est originale. Comparée à celle d'un *crenatus* ou d'un *speciosus* de même développement, la mandibule de *didieri* est plus longue et



Schémas d'édéages: a. *Rhaetulus didieri*, b. *Dorcus dispar*,
c. *Aegus furfuraceus*, d. *Aegus ambiguus*.

plus rectiligne à partir de la cambrure basale; l'apophyse basale est beaucoup plus forte et plus nettement dirigée vers l'arrière; la dent basale inférieure, plus faible (réduite à un granule infime); la dent supérieure préapicale, plus faible (réduite à un denticule). La figure 4 met ces différences en évidence. L'édéage est dessiné figure 5 a.

Le pattern rappelle celui de *speciosus boileau* pour le dessus, mais le dessous est différent, comme le montre le tableau suivant, étant rappelé que *crenatus* de Formose est d'un noir concolore dessus et dessous.

Espèce nommée en hommage au D^r Robert Didier, dont l'un des nombreux travaux relatifs aux Lucanides est consacré à l'espèce affine *speciosus* dans ses variétés siamoise, laotienne et birmane.

	<i>SPECIOSUS SPECIOSUS</i>	<i>SPECIOSUS GARDNERI</i>	<i>SPECIOSUS BOILEAUI</i>	<i>DIDIERI</i>
PRONOTUM	JAUNE TACHÉ DE NOIR	NOIR TACHÉ DE JAUNE	NOIR	NOIR
FACE VENTRALE	BRUN FONCÉ	NOIR TACHÉ DE JAUNE	NOIR	NOIR
DISQUE FÉMORAL	ROUGEÂTRE	JAUNE	NOIR	ORANGE
PATRIE	SIAM	BIRMANIE	LAOS	MALAYA

***Odontolabis micros* n. sp.**

Faciès semblable à celui d'un *O. cuvera* Hp. de très petite taille. Tête et pronotum d'un noir de poix. Elytres jaune paille, marqués d'une tache palléale commune en V dont la pointe part de la suture à l'apex et dont la base ne recouvre pas complètement les épaules chez le ♂. Marges élytrales et suture noires. Dessous noir, à l'exception des épipleures qui sont jaunes dans les deux sexes.

♂ major. Tête un peu moins haute que large. Front déclive, marqué par une carène en arc. Epistome en trapèze large, à marge légèrement rétuse. Angle antérieur étalé en oreillette et rattaché par une sinuosité à un canthus étroit. Saillie post-oculaire bien marquée, mais non épineuse. Mandibules grêles, plus longues que la tête, assez brusquement incurvées à l'apex, légèrement déprimées. Chacune d'elles est armée au tiers distal d'une longue apophyse interne rectangulaire à sommet géminé. L'apex de la mandibule forme une courte fourche, dont la branche externe est la plus brève. Surface finement chagrinée, luisante sur l'occiput.

Pronotum transverse, plus large que la tête, à base plus étroite que les élytres. Angle médian placé bas, obtus. Angle postérieur effacé. Surface finement chagrinée, luisante sur le disque.

Elytres courts, régulièrement arrondis, imponctués. La tache palléale seule est luisante.

Mentum et submentum chagrinés, le mentum avec de courtes soies rousses. Pièces sternales finement chagrinées. Méta sternum et pièces ventrales légèrement luisantes.

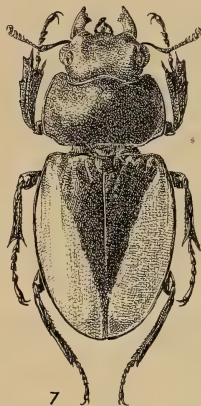
Pattes lisses, avec quelques points épars. Des broches de soies sous les tarses. Protibias épineux; mésotibias et métatibias inermes.

Holotype: 1 ♂ (fig. 6), longueur 41 mm, largeur 14,5 mm, Todjamboe, Midd. Célèbes, ix-1939, ex-coll. Le Moul. 1 paratype ♂ minor.

♀: Tête transverse, avec une fine ponctuation qui se fait plus grossière devant l'épistome et autour des yeux. Epistome presque nul. Canthus arrondis. Mandibules courtes, épaisses, fortement cintrées, fortement ponctuées, largement dentées.



Odontolabis micros n. sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.



Odontolabis micros n. sp.
Vue dorsale de la ♀ allotype.

Pronotum transverse, à surface luisante couverte de fine ponctuation plus serrée sur les marges. Angle médian à peine marqué, angle postérieur effacé. Marges latérales et postérieure rebordées.

Elytres robustes, à tache palléale luisante, couverts de fine ponctuation uniforme.

Mentum très grossièrement ponctué, submentum lisse. Plaques sternales luisantes, à peine ponctuées. Arceaux ventraux luisants, finement ponctués. Mésotibias et métatibias inermes.

Allotype: 1 ♀ (fig. 7), longueur 26,5 mm, largeur 11,5 mm, Todjamboe, Midd. Célèbes, ix-1939, ex-coll. Le Moul.

Il est surprenant de retrouver à Célèbes une espèce rattachée au groupe du *cuvera*, groupe qui ne semble représenté ni aux Philippines, ni à Java, ni à Bornéo, ni à Florès, ni aux Moluques.

On aura noté la couleur particulière des épipleures ♂ et ♀ (on sait qu'elle est variable dans le groupe):

ESPÈCE	PATRIE	EPIPLEURE ♂	EPIPLEURE ♀
<i>CUVERA CUVERA</i> HOPE <i>CUVERA ALTICOLA</i> MÖLLENK. <i>CUVERA SINENSIS</i> WESTW. <i>CUVERA FALLACIOSUS</i> BOIL. <i>CUVERA SALVAZAE</i> PLLDE	N. INDE ASSAM CHINE (FOKIEN) TONKIN TONKIN	JAUNE JAUNE JAUNE JAUNE JAUNE	NOIR NOIR JAUNE JAUNE JAUNE
<i>DELESSERTI</i> GUER.	S. INDE	NOIR	NOIR
<i>BURMEISTERI</i> HOPE	S. INDE	JAUNE	JAUNE
<i>MOUHOTI</i> PARRY	SIAM	JAUNE	JAUNE
<i>ELEGANS</i> MÖLLENK.	BIRMANIE	JAUNE	JAUNE
<i>FEMORALIS</i> WATERH.	SUMATRA, MALAYA	NOIR	NOIR
<i>MICROS</i> N.SP.	CÉLÈBES	JAUNE	JAUNE

Les ♂♀ de *micros* pourraient être pris pour des exemplaires nains de *cuvera*, mais les détails de structure (e.g. le dessin des canthus) et l'armature mandibulaire ♂ sont originaux.

***Odontolabis lowei aspericollis* n. subsp.**

Dans un lot visiblement ancien d'*Odontolabis lowei* mis en vente par la maison Boubée à Paris, nous avons isolé un exemplaire ♂ qui offre des caractères très particuliers de coloration et de sculpture; en l'absence d'un matériel plus abondant, nous ne nous sommes pas cru autorisé pour le moment à le dissocier spécifiquement du taxon décrit par Parry.

Ce ♂ est prionodonte. La forme de la mandibule, très robuste, rappelle celle qui est de règle, par exemple, chez *latipennis* Hp. ou *fratellus* Leuthn.

Le pattern d'*aspericollis* montre: (1 a) un pronotum d'un noir uniforme, marges latérales comprises, (1 b) des élytres bordés d'une large bande noire épaissie au droit des épipleures, (1 c) le dessous d'un noir concolore, fémurs, métasternum et arceaux ventraux compris.

La sculpture d'*aspericollis* montre: (2) une ponctuation serrée et profonde sur les mandibules, la tête et le pronotum; ce relief grossier, uniforme et dense, ôte aux téguments la quasi-totalité de leur luisant.

Aucun de ces caractères de pattern (1 *a*, 1 *b*, 1 *c*) et de sculpture (2) n'est observé sur la forme typique, commune dans les collections. La saillie post-oculaire est aussi plus marquée et plus anguleuse que dans la forme typique.

Holotype: 1 ♂, longueur 52 mm, largeur 21 mm, Bornéo (sans autre indication).

La ligne suturale noire reste fine chez *aspericollis*, à la différence de ce qu'on observe chez *lowei nubigena* Möllenk., simple variété de coloration.

***Homoderinus mussardi* n. sp.**

Dans le matériel récolté par M. Robert Mussard au Congo, nous avons relevé une ♀ de *Prosopocoelus* appartenant au petit groupe assez énigmatique des *Homoderinus* Kriesche.

Peu d'exemplaires d'*Homoderinus* existent dans les collections, tant privées que publiques. Peut-être ces insectes sont-ils rares dans les biotopes généralement prospectés par les chasseurs. Mais peut-être aussi néglige-t-on de les récolter, car ils miment de façon étonnante des *Erotylidae* si communs qu'on ne se donne guère la peine de les ramasser.

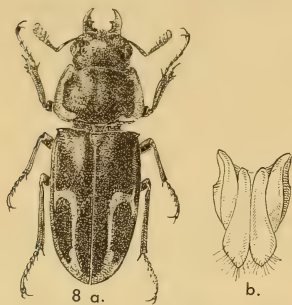
Le pattern des *Homoderinus* est, dans sa répartition des plages claires et foncées, fort anormal pour un Lucanide; il reproduit plus ou moins celui de certains *Megalodacne* ou de certains *Encaustes* inféodés aux mêmes terreaux de forêt secondaire.

Quatre espèces d'*Homoderinus* ont déjà été décrites: *variegatus* Boileau 1904, *flavomaculatus* Möllenkamp 1910, *lunulatus* Möllenkamp 1911 et *mimetus* Kriesche 1920. Il semble bien, comme l'ont admis DIDIER et SÉGUY puis BENESH, qu'il s'agisse d'une seule et même espèce offrant une assez large variabilité de dessin et de maculature. La collection du Musée de l'Afrique Centrale de Tervuren a conservé pour ses exemplaires les trois noms de Boileau et de Möllenkamp. Les maculatures sont semblables; la taille est plus faible chez *lunulatus* et les marges latérales du pronotum sont plus arrondies; l'angle prothoracique médian est plus accusé et placé plus haut chez *flavomaculatus* que chez *variegatus*. Ces insectes ont une large dispersion: Boileau et Kriesche ont décrit leurs types des flancs du Mont Cameroun, la plupart des exemplaires connus sont du Congo ou de République Centre-Africaine et nous connaissons, communiqué par M. Keith W. Brown, un ♂ capturé à terre dans la forêt de Budungo (Uganda).

Nous donnons ci-après la description de la ♀ récoltée par M. Mussard, gynétype d'une espèce qui nous paraît nouvelle.

Stature allongée et parallèle, légèrement renflée aux élytres. Dessus noir, avec les parties suivantes d'un jaune clair: une tache médiane infime sur le vertex; les marges latérales prothoraciques; une bande transversale médiane sur chaque

élytre, allant de l'épipleure vers la suture, se coudant à mi-chemin vers l'apex et contournant l'apex. Dessous brun foncé concolore. Ponctuation uniforme, dense et enfoncée sur tout le dessus, de la pointe des mandibules à l'apex des élytres, à peine moins serrée sur le vertex. Ponctuation fine et éparse sur le dessous, plus serrée sur le métasternum et le dernier arceau ventral.



Homoderinus mussardi n. sp. a.
Vue dorsale de la ♀ holotype,
b. Schéma des styli.

Tête subquadratique, légèrement bossuée sur le vertex. Canthus effacés. Joux légèrement renflées.

Pronotum à angles antérieurs avancés, à marges latérales subrectilignes et convergentes, à angles postérieurs effacés. Elytres allongés, arrondis à l'apex; l'épaule est anguleuse, pourvue d'un tubercule subépinaux.

Mentum et submentum avec de gros points enfoncés. Pattes grêles, pourvues de files de soies rousses. Protibias fortement cintrés vers l'extérieur, portant des denticules

de taille croissante vers l'apex. Mésotibias et métatibias inermes. Des pinceaux de soies rousses sous les tarses.

Holotype (gynétype): 1 ♀ (fig. 8 a), longueur 16 mm, largeur 6 mm, Beni, 29°30' long. E., 0°30' lat. N., Kivu, Congo, 17-21-i-1952, Robert Mussard leg. Déposé au Muséum d'Histoire Naturelle de Genève.

La ♀ récoltée par M. Mussard nous semble trop différente des ♀♀ déjà connues pour qu'on puisse inclure ses particularités dans l'éventail des somations; on aura noté:

- la ponctuation, uniforme, dense et enfoncée sur tout le dessus (chez les ♀♀ déjà connues, la ponctuation est marquée sur la tête, fine et espacée sur le pronotum, nulle ou réduite à quelques files de points sur les élytres);
- le contour prothoracique convergent;
- l'épaule portant un tubercule subépinaux (elle est largement arrondie chez les exemplaires déjà connus, comme le montrent les excellents dessins de Planet in DIDIER et SÉGUY 1943, p. 125);
- les plages jaunes du pattern réduites à des filets à contours nets (au lieu de taches plus ou moins larges à frontière indécise).

Nous avons conservé pour *mussardi* le genre *Homoderinus* Kriesche. DIDIER et SÉGUY acceptent *Homoderinus* comme nom de genre; BENESH le met en synonymie avec *Prosopocoelus* et ARROW le met naturellement en synonymie avec *Dorcus*.

Même si le genre *Homoderinus* ne doit pas être conservé, les espèces ici concernées occupent dans le grand genre *Prosopocoelus* une place singulière et méritent de ne pas être dispersées dans le désordre d'une liste alphabétique. La vraie critique que l'on peut faire à Kriesche est d'avoir choisi un nom qui évoque, sans grande justification, le genre africain caractéristique *Homoderus* Parry.

Le dessin des styli de *mussardi* ♀ est donné par la figure 8 b.

Prosopocoelus chûjôï de Lisle

Cette espèce n'était jusqu'ici connue que par l'holotype (DE LISLE, 1964). L'acquisition d'un deuxième ♂ dans l'ex-collection Le Moulton, vendue à Paris en mars 1968, permet d'en compléter la description avec une meilleure figure.

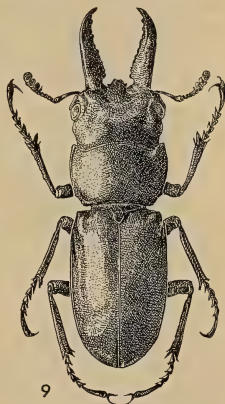
♂. Stature élancée. D'un brun roux concolore, dessus et dessous, rembruni sur la tranche interne des mandibules, l'épistome, les bosses anté-oculaires, les marges pronotales et la suture. Les antennes, les tarses et les genoux presque noirs.

Tête quadrangulaire transverse, à vertex légèrement excavé. Une petite bosse devant chaque œil. Canthus légèrement convexes et convergents, entamant l'œil à moitié. Joux à peine renflés. Epistome fortement saillant, en languette armée de deux dents latérales à sa base. Mandibules longues, horizontales, à peine courbées à l'apex. Chacune d'elles est largement échancrée à sa base et porte une fine carène supérieure à son tiers distal; la tranche interne est crénelée de 7 à 10 dents. Toute la surface de la tête et des mandibules est couverte de ponctuation fine et serrée, formant chagrin, plus enfoncée sur les joues.

Pronotum transverse et convexe, plus large que la tête. Marge antérieure avancée, marge postérieure subrectiligne, flancs parallèles et légèrement arrondis, l'angle médian placé très bas et faiblement épineux. Surface uniformément et finement ponctuée, luisante sur le disque, chagrinée sur les marges latérales.

Elytres allongés, très convexes, renflés en leur milieu, arrondis à l'apex. Epaules armées d'une petite épine. Surface brillante, à ponctuation très fine, plus visible vers la suture et les épipleures.

Mentum avec quelques gros points enfoncés. Le dessous de la tête, les pièces prosternales, les épisternes mésothoraciques et métathoraciques, les épipleures sont légèrement ponctués; le reste, lisse et brillant.



Prosopocoelus chûjôï de Lisle.
Vue dorsale d'un ♂
de Thaïlande.

Pattes allongées et grêles. Tarses soyeux. Tibias inermes ou avec des épines infimes. Une touffe de poils dorés à l'apex des métatibias.

Holotype: 1 ♂, longueur 18 mm, largeur 6 mm, Saïgon, Sud Viet-Nam, S. Inoue leg. 4-vi-1960, coll. Chûjô in Kagawa University, Takamatsu-shi, Japon. Idéotype: 1 ♂ (fig. 9), longueur 23 mm, largeur 7,5 mm, C. Siam, 150 m, Kwae Noi River Exped., Niki 23-iv/5-v, J. E. Jonkers 1916. Ex-coll. Le Moul't.

Il n'est pas facile de situer cette espèce dans le grand genre *Prospocoelus*. Le faciès est celui d'un *Hoplitocranum*, mais *chûjô* s'écarte du groupe par la forme de l'épistome, par l'épicrâne apparemment mutique et par la forte sculpture céphalique. Sans doute faut-il le placer auprès de *mohnikei* Parry, décrit de Java.

***Prospocoelus rusa* Kriesche**

Cette espèce, décrite par KRIESCHE (1920, p. 94) sur un ♂ de Deli (Sumatra), nous paraît synonyme de *P. mysticus*, décrit par PARRY (1870, p. 82) sur un ♂ de Malacca.

Notre opinion est basée sur l'examen d'un paratype jadis communiqué par le Dr. Kriesche. Les catalogues (DIDIER, BENESH) mentionnent d'ailleurs *mysticus* de Sumatra (incl. Nias) et l'on sait qu'un bon nombre d'espèces sont communes à ces faunes.

***Prospocoelus neopomeraniensis* de Lisle**

Ce taxon était décrit (1967, p. 526) à partir d'une ♀ récoltée à Mope (Nouvelle Poméranie) par le P. Schneider. Le Dr. J. J. H. Szent-Ivany vient de nous adresser un ♂ qui permet de parfaire notre connaissance de l'espèce.

♂ amphiodonte. Stature modérément allongée, téguments luisants. Tête et mandibules noires. Pronotum noir, à l'exception de deux larges bandes latérales jaunes qui laissent les rebords marginaux noirs; une tache reste noire sur chacune de ces bandes. Ecusson noir. Elytres noirs, à l'exception d'une large bande jaune qui déborde l'épaule, suit les épipleures et contourne l'apex en remontant légèrement le long de la suture. Calus huméraux noirs. Dessous noir, à l'exception des parties suivantes qui sont jaunes: les disques proépisternaux, deux taches symétriques sur le métasternum, une bande longitudinale sur le dessus et le dessous de chaque fémur. Tibias et tarses d'un brun rouge de laque très foncé.

Tête quadrangulaire, deux fois plus large que haute. Front profondément excavé, surplombé par une avancée de l'épicrâne que limite une carène flexueuse raccordée aux angles antérieurs; ces derniers, arrondis. La cavité est elle-même creusée d'une profonde impression triangulaire. Epistome étroit, à marge arrondie, peu avancé, raccordé à un labre triangulaire vertical. Canthus étroits, entamant l'œil au $\frac{1}{4}$. Joues longues et légèrement renflées. Mandibules longues, faiblement cintrées; chacune d'elles montre à partir de la base interne une large dent rectangulaire, puis un espace inermes, puis cinq dents mousses; l'apex, simple. Toute la

surface, mandibules comprises, couverte d'une ponctuation très fine et très serrée formant chagrin.

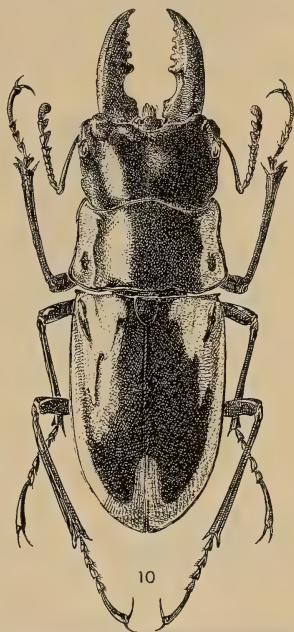
Pronotum transverse à côtés convergents. Angles antérieurs avancés et arrondis. Angles médians placés très bas, angles postérieurs nuls. Marge basale sinueuse. Surface couverte d'un chagrin encore plus fin et plus serré que sur la tête.

Elytres moins larges que le pronotum, courts, convexes, subépineux aux épaules, arrondis à l'apex. Surface marquée de ponctuation serrée à peine visible. Le disque est luisant, mais les marges latérales sont mates.

Dessous entièrement couvert de ponctuation fine et dense, semblable à celle du dessus. Les six tibias, inermes. Tarses allongés, avec des brosses de soies rousses sous les articles I-V.

Androtype (allotype): 1 ♂ (fig. 10), longueur 48 mm, largeur 17 mm, Nouvelle Bretagne (nom actuel de l'ancienne Nouvelle-Poméranie, archipel Salomon), sans autre indication; matériel collecté par M. Dermott F. O'Sullivan.

L'examen de ce ♂ confirme que *neopomeraniensis* se situe auprès de *spectabilis* Rits., de Sumatra, ce que certains détails de structure de la ♀ laissaient prévoir. La massue antennaire de *neopomeraniensis* est toutefois de trois articles, tandis que celle de *spectabilis* (par une exception jusqu'ici unique dans le genre *Prosopocoelus*) comporte cinq articles spongieux. On doit rattacher à ce groupe *wallacei* Parry des Moluques, espèce fort peu commune dans les collections.



Prosopocoelus neopomeraniensis de Lisle.
Vue dorsale du ♂ allotype.

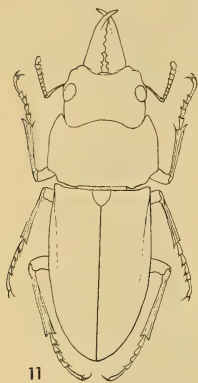
Prosopocoelus gracilis Kriesche

DIDIER et SÉGUY (1953, p. 113) ont admis cette espèce, décrite de Sumatra, comme valide; mais ils avaient antérieurement représenté sous ce nom (1952, pl. LXXX) tout autre chose, à savoir le grand Dorcide chinois *Hemisodorcus gracilis* décrit par Saunders comme un *Cladognathus*¹. BENESH (1960, p. 69) a

¹ Reclassé comme *Epidorcus gracilis* par SÉGUY (1955, p. 192). Cette nouvelle coupe générique nous paraît sans intérêt et c'est en tous cas une erreur que d'y inclure *mellianus* Kriesche qui est sans affinité avec *gracilis* Saunders.

ensuite ajouté à cette confusion en classant l'espèce chinoise comme un *Prosopocoelus* et en mettant, sur le vu du dessin de Didier et Séguy, *gracilis* Kriesche en synonymie avec *gracilis* Saunders. On peut se demander pourquoi BENESH ne prit pas la peine de lire la description fort précise de KRIESCHE (1920, p. 93) qui ne s'applique en rien à l'espèce chinoise.

Nous avons jadis reçu du regretté Dr. Kriesche un paratype de son *gracilis*, originaire comme l'holotype de Deli (Sumatra). Nous en donnons ici une figure (fig. 11) et l'on reconnaîtra qu'il s'agit d'une espèce bien éloignée de *gracilis* Saunders. Si l'on admet avec BENESH (c'est notre avis) que *gracilis* Saunders est un *Prosopocoelus* et non un *Hemisodorcus* au sens de Thomson, le nom donné par KRIESCHE tombe en synonymie et l'espèce de Sumatra doit recevoir un nouveau nom.



11
Prosopocoelus gracilis
Kriesche (nec Saunders).
Vue dorsale
d'un ♂ paratype.

Ceci dit, l'espèce de Sumatra nous paraît difficilement séparable de *Prosopocoelus flavidus*, décrit par PARRY (1864, p. 27, pl. VIII, fig. 2) sur un ♂ major en provenance de « Ind. Or. ». L'indication d'origine de PARRY a été traduite par DIDIER et SÉGUY en « Inde orient. » et transcrite par BENESH en « E. India », ce qui est une erreur puisque « Ind. Or. » désignait à l'époque de PARRY ce qu'on appelait alors l'Insulinde et aujourd'hui l'Indonésie. En fait, les seuls exemplaires étiquetés que nous connaissions de *flavidus* proviennent de Bornéo occidental: Pontianak ou Rivière Sintang.

Les deux formes de Sumatra et de Bornéo sont trop pauvrement représentées dans les collections pour que nous puissions affirmer qu'il s'agit bien d'une même espèce. Pour le moment, il nous semble inutile d'encombrer la littérature d'un *nom. nov.* qui a toutes chances de tomber ultérieurement en synonymie.

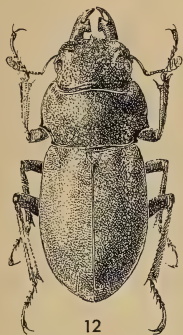
***Aphanognathus hiekei* n. sp.**

♂ Plus petit, plus court et plus robuste que l'espèce génotypique *A. minutigranosus* Heller. Dessus brun uniforme, à peine plus sombre sur les mandibules, les marges pronotales, la suture et l'écusson. Une petite tache noire de chaque côté du pronotum. Dessous concolore, d'un brun plus clair. Tarses noirs.

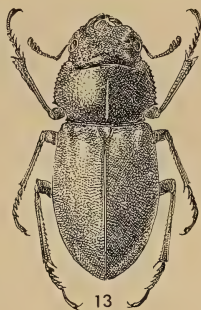
Tête quadratique, un peu plus large que haute. Angles antérieurs effacés, raccordés à des canthus très étroits qui entament l'oeil au $\frac{1}{3}$. Joux très courtes, marquées par une saillie non épineuse. Epistome large, à marge rectiligne. Mandibules assez longues, faiblement cintrées, à apex simple, armée à leur intérieur d'une

large apophyse sécuriforme. Toute la surface, mandibules comprises, couverte de ponctuation peu serrée, uniforme et assez enfoncée.

Pronotum plus large que la tête, à marges latérales largement arrondies. L'angle médian épineux, l'angle postérieur très saillant. Marge postérieure subrectiligne, marge latérale distinctement crénelée avant l'angle médian. Surface entièrement couverte de ponctuation peu serrée, uniforme et assez enfoncée.



Aphanognathus hiekei n. sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.



Aphanognathus hiekei n. sp.
Vue dorsale de la ♀ allotype.

Elytres robustes, très convexes, arrondis à l'apex, légèrement renflés à leur $\frac{1}{3}$ distal, couverts de ponctuation uniforme, fine et dense. Surface brillante sur le disque, mate vers les épipleures.

Dessous couvert d'une ponctuation assez uniforme, plus marquée sur le submentum, le prosternum, les épipleures et le dernier arceau ventral. Fémurs légèrement renflés. Les six tibias inermes. Des pinceaux de soies rousses sous les tarses.

Holotype (androtype): 1 ♂ (fig. 12), longueur 15 mm, largeur 6 mm, Imugan, I. Luzon, Philippines, G. Böttcher leg. vi-1916, coll. Institut für Spezielle Zoologie der Humboldt-Universität zu Berlin (D.D.R.).

♀ Stature robuste et convexe. Dessus brun foncé, enfumé sur la tête, le pronotum et le long de la suture. Dessous d'un brun concolore presque noir.

Tête rectangulaire, deux fois plus large que haute. Angles antérieurs effacés, raccordés à des canthus très minces qui entament l'oeil au $\frac{1}{3}$. Joes très courtes, légèrement saillantes. Epistome légèrement avancé, à marge arrondie. Mandibules courtes, aiguës, doublement carénées. Surface couverte de ponctuation grossière et enfoncée, confluyente sur le vertex.

Pronotum plus large que la tête, à marges latérales largement arrondies. L'angle médian épineux, l'angle postérieur très saillant. Marge postérieure subrectiligne, marges latérales distinctement crénelées avant l'angle médian. Surface couverte de ponctuation dense et assez grossière, plus enfoncée sur les marges latérales, moins serrée sur le disque où une très fine ligne axiale demeure lisse.

Élytres robustes, très convexes, légèrement renflés à leur $\frac{1}{3}$ distal, couverts de ponctuation uniforme, fine et dense. Surface brillante sur le disque, mate vers les épipleures.

Dessous couvert de ponctuation uniforme assez dense. Fémurs légèrement renflés. Protibias avec une palette élargie et légèrement dentée à leur apex. Mésotibias et métatibias inermes. Des pinceaux de soies rousses sous les tarses.

Allotype (gynétype): 1 ♀ (fig. 13), longueur 14 mm, largeur 6,5 mm, Imugan, I. Luzon, Philippines, G. Böttcher leg. vi-1916, coll. Institut für Spezielle Zoologie der Humboldt-Universität zu Berlin (D.D.R.).

Ce couple faisait partie d'un matériel communiqué pour étude par le Dr. Fritz Hieke, à qui nous dédions avec reconnaissance la nouvelle espèce.

Il est intéressant de trouver une deuxième espèce du genre *Aphanognathus*, resté jusqu'ici monospécifique avec *minutigranosus* Heller décrit de l'I. Samar (Philippines, chasses de Charles Fuller Baker).

A. hiekei est de taille plus faible, de stature plus ramassée, de couleur plus foncée et d'armature mandibulaire différente. Le métasternum et les arceaux ventraux sont glabres, alors qu'ils sont couverts de longues soies dorées dans l'espèce génotypique.

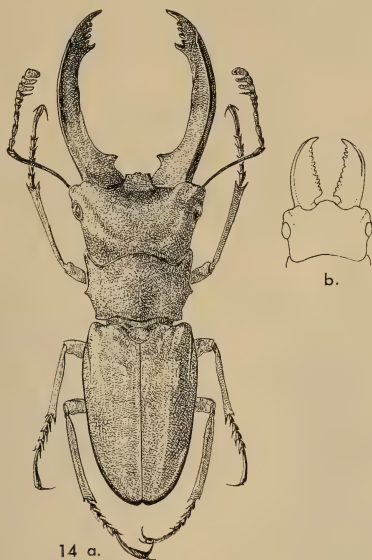
Nota. SÉGUY a décrit de l'I. Leyte (Philippines), sous le nom de *Chalcodes castaneus* (1955, p. 33) un Lucanide que BENESH a mis en synonymie avec *Aphanognathus minutigranosus*. Cette synonymie ne nous semble pas évidente. Mais ni la description sommaire de SÉGUY (qui indique: pronotum peu étendu latéralement, lisse en-dessous; téguments à gros points enfoncés, irréguliers; couleur d'un roux clair avec la bordure latérale des élytres noircie), ni son dessin (qui montre un vertex excavé, des angles céphaliques largement arrondis et des mandibules différemment armées) ne peuvent s'appliquer à *hiekei*.

Cyclommatus infans n. sp.

♂ major. Stature élancée. D'un brun roux clair concolore, entièrement couvert, dessus et dessous, de poils écailleux gris qui donnent à l'insecte un aspect pulvérulent. Les marges élytrales, les carènes et dents mandibulaires, les antennes sont noires.

Tête trapézoïdale, élargie à l'avant. Vertex légèrement creusé en V. Front excavé au droit de l'épistome, mais sans carène. Epistome large et avancé, à angles latéraux aigus, à marge antérieure rétuse. Mandibules longues et fines, régulière-

ment cintrées, pourvues d'une carène supérieure et d'une carène intérieure. Chacune d'elles porte à sa base une faible dent interne dirigée horizontalement, puis un renflement médian sur la carène intérieure, puis une dent préapicale suivie de denticules (4 à gauche, 3 à droite chez l'holotype). La carène supérieure se termine par une dent aiguë avant l'apex.



14 a.
Cyclommatus infans n. sp. a. Vue dorsale du ♂ holotype,
b. Armature mandibulaire d'un ♂ minor.

Pronotum transverse, moins large que la tête. Marges antérieure et postérieure sinuées. Côtés divergents, l'angle médian épineux, l'angle basal bien marqué. Une trace de sillon médian sur le disque.

Elytres allongés, légèrement renflés au $\frac{1}{3}$ proximal, isolément arrondis à l'apex. Epaules arrondies, sans tubercule.

Mentum et submentum séparés par une fine suture rectiligne. Pattes grêles. Tibias inermes. Tarses longuement soyeux sous tous leurs articles.

Holotype: 1 ♂ (fig. 14a), longueur 36 mm, largeur 9 mm, Mt Takalar (S.W. Célèbes, près de Macassar). 1 ♂ minor paratype (fig. 14b).

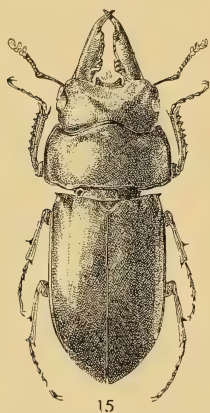
Le ♂ de cette espèce pourrait être pris pour un petit exemplaire de *C. consanguineus*, espèce décrite par Boileau du Mt Kina-Balu (N. Bornéo). Mais la dent

basale mandibulaire est plus basse, plus courte et moins oblique, l'épistome est de dessin différent, la carène frontale manque à développement égal, la dent médiane du pronotum est plus aiguë, le sillon discal du pronotum est moins marqué. L'allométrie est surtout frappante: un *infans* ♂ de 36 mm est l'homologue en développement d'un *consanguineus* ♂ de 50 mm; le dessin mandibulaire d'un *consanguineus* ♂ de 36 mm est tout différent.

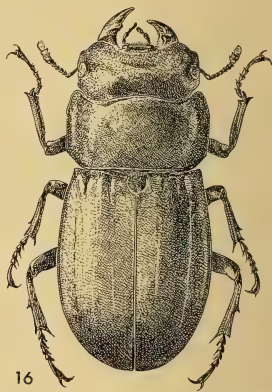
Il est toutefois certain que les deux espèces sont étroitement affines, comme par exemple *C. frey-gessneri* Rits. de Java et *C. canaliculatus* Rits. de Bornéo.

Macrodorcus ruficrus n. sp.

♂. Stature allongée. Dessus d'un brun foncé uniforme avec une bande noire de part et d'autre de la suture. Dessous d'un brun plus clair, avec les six fémurs roux, les genoux rembrunis. Téguments faiblement luisants.



Macrodorcus ruficrus n. sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.



Dorcus dispar n. sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.

Tête quadrangulaire, deux fois plus large que haute. Angles antérieurs arrondis, canthus étroits et rectilignes entamant l'oeil à la moitié, joues à peine renflées. Front à peine déclive. Epistome large, bien avancé, limité par deux dents mousses. Surface uniformément couverte d'un chagrin très fin. Mandibules longues, peu cintrées, à apex pointu, non carénées, portant à leur bord interne un large épanouissement garni d'une dizaine de dents mousses et coalescentes, couvertes du même chagrin fin que la tête.

Pronotum transverse, plus large que la tête et plus large que les élytres. Marge antérieure avancée; marges latérales médiocrement arrondies avec une légère inflexion avant les angles médians qui sont placés bas et non épineux; angles postérieurs effacés; marge postérieure sinueuse. Surface coriacée.

Elytres allongés, convexes, légèrement renflés à leur $\frac{1}{3}$ distal. Epaules marquées d'un tubercule. Suture non épineuse. Surface coriacée avec une ponctuation infime, plus apparente le long de la base et des épipleures. Ecusson distinctement ponctué.

Mentum couvert de gros points espacés, séparé du submentum par une carène rectiligne. Métastrum et arceaux ventraux coriacés, avec une ponctuation visible sur les marges. Fémurs renflés, impondusés sur leur disque. Profémurs grêles, leur tranche portant une fine denticulation coupée de 6 dents plus fortes. Mésotibias avec une forte épine, métatibias avec une épine plus faible. Tarses grêles, l'article V aussi long que l'ensemble des articles I-IV.

Holotype: 1 ♂ (fig. 15), longueur 22,5 mm, largeur 18 mm, Chine, Sud Yunnan, Montagne de Mengtzu.

Cette espèce est très proche de *songianus* Séguy¹ du Kweichow, mais l'épistome et l'armature mandibulaire (à développement égal) sont différents et les profémurs sont roux.

Dorcus dispar n. sp.

♂. Stature robuste. D'un brun très sombre concolore, dessus et dessous (il se peut que l'holotype soit légèrement immature).

Tête quadrangulaire, fortement transverse. Front fortement déclive, mais non caréné. Angles antérieurs coupés à 45°. Canthus parallèles, très étroits, entamant l'oeil aux $\frac{2}{3}$. Epistome large, légèrement trapézoïdique, à marge antérieure rectiligne bordée de soies rousses, distinctement excavé. Surface luisante, couverte d'une ponctuation légère qui se fait plus dense et plus profonde vers le labre et vers les yeux. Mandibules courtes, épaisses, mates, finement chagrinées, cintrées dès leur base, armées d'une dent mousse vers leur milieu.

Pronotum fortement transverse, plus large que la tête. Marge antérieure avancée, marge postérieure subrectiligne. Côtés parallèles, les oreillettes à peine marquées, l'angle médian placé très bas et peu accusé. Surface luisante, impondusée à l'exception de deux plages de gros points confluentes sur les marges latérales.

Elytres courts, peu convexes, en ovale arrondi à l'apex. Surface luisante, très finement ponctuée sur le disque, plus fortement ponctuée vers les épipleures; le disque porte des traces de stries mal définies.

¹ Classé par Séguy dans le genre *Hemisodorcus* Thoms. Comme le nom d'*Hemisodorcus* doit être réservé aux seules espèces dont la ♀ est dépourvue de crochet au lobe maxillaire interne, *songianus* est en réalité un *Macrodercus*.

Mentum large, luisant, densément couvert de gros points confluent, séparé du submentum par une carène rectiligne. Submentum mat, finement chagriné, avec quelques rares points peu enfoncés. Dessous (tête, pièces sternales et ventrales, épipleures) plus ou moins densément ponctué. Méta sternum couvert de soies rousses. Pattes robustes. Des files de soies rousses sur les tibias. Tarses longuement soyeux. Mésotibias et métatibias uni-épineux.

Holotype: 1 ♂ (fig. 16, édage fig. 5 b), longueur 32 mm, largeur 14 mm, Redelong, Atjeh, 1931, 1400 m, Sumatra, H. R. Rookmaker, ex-coll. Benesh.

Cette espèce ne peut être confondue avec *D. curvidens parryi* Thms. (très abondant à Sumatra) qui, à développement égal, montre entre autres la tête plus fortement ponctué, l'épistome à marge glabre et à angles externes vifs, le méta sternum glabre, les métatibias inermes. Elle se distingue d'autre part de *volscens* Didier et Séguy (décrit de Sumatra) par la forme de l'épistome, le mentum plus densément ponctué, le pronotum sans sinuosités latérales, les élytres brillants et non chagrinés.

A vrai dire, la structure de *dispar* n'est pas celle d'un *Dorcus sensu strictu* ni d'un *Serrognathus*; il est possible que l'étude d'un matériel plus abondant conduise à créer, pour cet insecte, une coupe générique nouvelle.

La brièveté des mandibules de l'holotype est remarquable, eu égard à son développement général; on ne peut toutefois affirmer qu'il s'agit d'un exemplaire gynécomorphe.

Metallactulus jucundus n. sp.

D'un brun roux luisant dessus et dessous, avec les arceaux ventraux mats, rembrunis. Stature parallèle et convexe.

♂. Tête fortement transverse, faiblement excavée sur le vertex. Epistome en large languette arrondie. Angles antérieurs arrondis, mais bien marqués. Canthus entamant l'oeil aux $\frac{3}{4}$, larges, légèrement sinués, tronqués net à 120° aux $\frac{2}{3}$ environ de leur longueur; une saillie jugale fait face, derrière chaque oeil, à la partie réfléchie du canthus. Surface à ponctuation très fine, obsolète sur le vertex, plus marquée contre les yeux. Mandibules épaisses, courtes, falciformes, brillantes, fortement ponctué, armées d'une forte dent médiane, pointues à l'apex.

Pronotum deux fois plus large que haut. Angles antérieurs avancés en oreillettes. Angles médians situés très bas et suivis d'une concavité accusée. Marge postérieure sinueuse. Marges latérales finement crénelées. Surface à ponctuation très fine, espacée sur le disque, serrée et confluyente sur les côtés. Quelques soies dressées sur les marges latérales et sur les oreillettes.

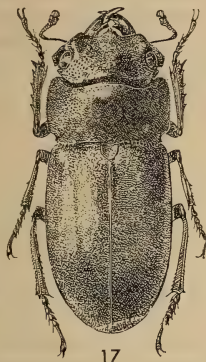
Ecusson en large ogive, à ponctuation grossière.

Elytres très convexes, arrondis à l'apex, couverts d'une ponctuation fine et serrée formant chagrin sur les côtés.

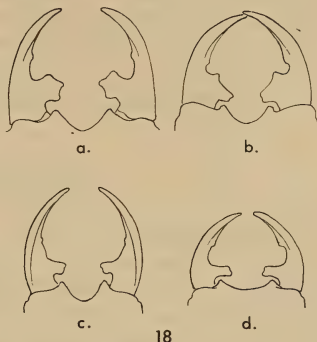
Mentum avec de gros points enfoncés. Submentum lisse. Méta sternum luisant, alutacé, avec quelques points extrêmement fins. Arceaux ventraux mats et coriacés, avec des soies dorées qui sont plus fournies sur le segment anal. Des pinceaux de poils roux sous les tarses. Une épine infime aux mésotibias. Métatibias inermes.

Holotype: 1 ♂ (fig. 17), longueur 14 mm, largeur 6 mm, Mt Dibago, Nueva Viscaya Prov., I. Luzon, Philippines, McGregor leg., ex-coll. Benesh.

Cette espèce a le même faciès ramassé que l'espèce *M. parvulus* Hp., connue des Philippines et de Formose. Elle s'en sépare par la couleur plus claire, par la



Metallactulus jucundus n. sp.
Vue dorsale du ♂ holotype.



Armature mandibulaire du ♂ major
chez divers *Aegus*. a. *A. platyodon*,
b. *A. frater*, c. *A. meeki*, d. *A. jansoni*.

ponctuation beaucoup plus fine sur tout le dessus et non uniforme sur la tête et le pronotum, par la troncature très particulière des canthus, par les concavités des angles postérieurs du pronotum, par l'absence de ponctuation enfoncée sur le méta sternum. L'holotype de *jucundus* ne porte pas les trois tubercules céphaliques qu'on remarque sur de nombreux ♂♂ de *parvulus* (un tubercule médian entre les mandibules, deux tubercules jumelés sur le vertex).

Aegus frater Arrow

ARROW a donné une description accompagnée d'une assez médiocre photographie (1935, p. 114, pl. VI fig. 7) de cette espèce, qui remplace dans les Moluques l'espèce néo-guinéenne *A. platyodon* Parry¹.

¹ L'holotype de Parry est indiqué de Gilolo (Wallace leg.), mais cette indication est presque certainement erronée.

A. frater est peu commun dans les collections et constamment confondu avec le très banal *platyodon*. L'holotype d'ARROW est un ♂ moyen, assez semblable au ♂ moyen de *platyodon* redécrit par Möllenkamp sous le nom de *bellus*. Mais les mandibules sont très différentes chez les grands ♂♂. Nous croyons intéressant de réunir en un même dessin (fig. 18) les armatures mandibulaires du ♂ major des quatre grandes espèces allopatriques du groupe monophylétique formé par *platyodon* Parry (Nouvelle Guinée, I. Key, arch. Bismarck), *frater* Arrow (Moluques), *meeki* Didier (I. Fergusson) et *jansoni* Boileau (Queensland).

ARROW a noté que la ponctuation est beaucoup plus forte chez *frater* que chez *platyodon*. La différence, peu sensible chez les grands ♂♂, est frappante chez les petits ♂♂ et les ♀♀. Les petits exemplaires de *frater* provenant tant du Nord (Tidore) que du Sud (Buru) des Moluques sont envahis, tête, pronotum et élytres, d'une ponctuation grossière, profonde, dense et caractéristique.

Aegus oxygonus Jakowlew

Grâce à l'obligeance du Pr Oleg L. Kryjanovsky, nous avons pu examiner, au Laboratoire d'Entomologie de l'Institut Zoologique de Leningrad, les types des Lucanides décrits par Wassilij Ewgrafowitsch Jakowlew et publiés dans les *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*.

Nous avons ainsi trouvé confirmation d'un fait soupçonné par ARROW (1943, p. 141), à savoir que le taxon nommé *Aegus gracilicornis* par MÖLLENKAMP (1902, p. 353) est le même que celui qui avait été décrit cinq ans plus tôt sous le nom d'*Aegus oxygonus* par JAKOWLEW (1897, p. 243). La petite série typique conservée à Leningrad ne laisse aucun doute à ce sujet et l'espèce de MÖLLENKAMP tombe en synonymie: *Aegus oxygonus* Jak. = *Aegus gracilicornis* Möll.

La collection Möllenkamp, achetée par René Oberthür à la mort de son possesseur (1913), ne renfermait pas d'insecte étiqueté *oxygonus*. Si l'on admet que MÖLLENKAMP n'a jamais eu en mains de paratype de JAKOWLEW, on s'explique qu'il ait cru découvrir, dans *gracilicornis*, une espèce nouvelle.

On comprend moins aisément (car la description de JAKOWLEW, quoique non accompagnée d'une figure, est parfaitement claire), que Boileau ait étiqueté comme *oxygonus* Jakowlew une espèce toute différente, également originaire du Mt Kina-Balu (chasses de Johannes Waterstradt à Bornéo dans les années 1890). Des exemplaires de ce faux *oxygonus* ont été distribués dans diverses collections (Kriesche, Steinwehr, Haberäcker, etc.) et y ont fait foi. Les exemplaires mêmes de Boileau, passés dans la collection du Dr. Didier (aujourd'hui conservée au Muséum de Paris), ont conduit le Catalogue de DIDIER et SÉGUY à donner *oxygonus* Jak. et *gracilicornis* Möll. comme des espèces distinctes. Erreur qui a été reproduite par le Catalogue de BENESH.

La synonymie *oxygonus* Jak. = *gracilicornis* Möll. étant maintenant acquise, il reste à préciser l'identité du faux *oxygonus* (Boileau i.litt., nec Jak.).

Dans la collection Möllenkamp, ce taxon figurait comme *Aegotypus armatus* Boileau. L'erreur de Möllenkamp est cette fois incompréhensible, car la description de Boileau était accompagnée d'une excellente figure. En étudiant la collection Möllenkamp, Oberthür décela la confusion et soumit le faux *armatus* à l'examen de NAGEL, qui reconnut aussitôt une espèce nouvelle qu'il nomma *Aegus acutangulus* (1941, p. 64).

Deux ans plus tard, ARROW, qui avait pressenti l'identité d'*oxygonus* Jak. avec *gracilicornis* Möll., décrivit de son côté le faux *oxygonus* sous le nom d'*Aegotypus auritus* (1943, p. 142). Ce dernier nom doit tomber en synonymie et l'on a ainsi:

acutangulus Nagel, 1941 = *oxygonus* (Boileau i. litt., nec Jakowlew)
= *armatus* (Möllenkamp i. litt., nec Boil.)
= *auritus* Arrow, 1943

Les catalogues de DIDIER et SÉGUY et de BENESH, qui ont commis l'erreur de donner *Aegus acutangulus* et *Aegotypus auritus* comme des taxa distincts, sont, ici encore, à rectifier.

On peut se demander si *acutangulus* doit être classé comme un *Aegus* ou comme un *Aegotypus*. Son faciès rappelle celui d'un *Aegotypus*, mais on ne trouve chez le ♂ major ni la curieuse carène frontale ni les découpures prothoraciques du genre. Partageant l'avis de NAGEL, nous pensons donc que l'insecte doit être classé comme un *Aegus*. Il est, en fait, assez proche de *laticollis* Arrow (nom. nov. pro *dilaticollis* Rits., praeocc.) et de *curtisi* Waterh., tous deux de Bornéo et Sumatra.

***Aegus furfuraceus* n. sp.**

♂ Stature élancée. D'un brun roux ferrugineux, dessus et dessous. Dessus mat, couvert de courtes touffes de poils roux. Dessous faiblement luisant, avec de nombreux points sétigères. Téguments envahis d'une matière terreuse semblable à du son.

Tête retrécie vers l'avant, plus large que haute. Epistome effacé. Angles antérieurs tronqués. Canthus non saillants et très étroits, divisant totalement l'oeil. Joues très courtes, formant bosse derrière chaque oeil. Surface couverte de grosse ponctuation emplie de pilosité rousse. Mandibules courtes, régulièrement arrondies, à pointe mousse, couvertes d'une ponctuation emplie de pilosité rousse; chacune d'elles est armée d'une dent basale interne, à pointe gémée, et d'un renflement interne préapical.

Pronotum fortement transverse, plus large que la tête et que les élytres. Angles antérieurs avancés, côtés légèrement convergents. Marge postérieure plus

étroite que la base des élytres, raccordée aux angles médians par de larges concavités. Surface densément couverte de grosse ponctuation emplie de pilosité rousse; une fine ligne longitudinale médiane reste glabre sur le disque; deux dépressions creusent le disque de part et d'autre de cette ligne.

Elytres convexes, régulièrement arrondis, non épineux à l'apex. Chacun d'eux porte 5 grosses côtes longitudinales couvertes de pilosité rousse: une côte I juxta-suturale, qui atteint l'apex; une côte II discale, très saillante, qui se replie sur le calus apical et remonte sous forme de côte V le long de l'épipleure, sans atteindre l'épaule; deux côtes III et IV, intermédiaires; la côte IV, la plus courte et la plus saillante, part du calus huméral et s'arrête au $\frac{1}{4}$ antérieur.



19

Aegus furfuraceus n. sp.
Vue dorsale
du ♂ holotype.

Mentum mat, avec des points espacés. Mandibules brillantes par-dessous. Saillies prosternale et mésosternale couvertes de points sétigères serrés; des points plus espacés sur les pièces sternales et ventrales. Fémurs ponctués. Tibias garnis de files de soies rousses. Tarses soyeux. Mésotibias et métatibias inermes.

Holotype: 1 ♂ (fig. 19, édage fig. 5 c), longueur 17 mm, largeur 6,5 mm, Wandammengebirge, Neu-Guinea, Wasion, vii-28, E. Mayr S. G.

Cette curieuse espèce peut être prise à première vue pour *A. sculptipennis* Parry¹, mais elle en diffère complètement par l'armature mandibulaire, la coupe des canthus et la nervuration dorsale (les côtes étant ininterrompues chez *sculptipennis*). La stature est aussi plus robuste dans cette dernière espèce. La nervuration élytrale sépare également *furfuraceus* de *pulverosus* Benesh, décrit des I. Salomon.

A. sculptipennis avait été classé par Parry comme un *Gnaphaloryx*. BENESH, s'appuyant sur ce que le canthus divise entièrement l'oeil, a justement replacé cette espèce dans le genre *Aegus*, mais en conservant néanmoins comme *Gnaphaloryx* l'espèce *curtus* comparée par Kirsch à *sculptipennis*². La situation des anciens *Gnaphaloryx* reste à vrai dire confuse. Nous situons provisoirement *furfuraceus* comme un *Aegus* en raison de ses yeux divisés, en attendant la révision qui s'impose de ce grand Genre où l'on a placé des taxa sans proche parenté.

Aegus (?) *ambiguus* n. sp.

♂. Stature courte et trapue. Dessus d'un brun foncé uniforme. Dessous concolore, avec les pièces prosternales et les pattes d'un brun plus clair.

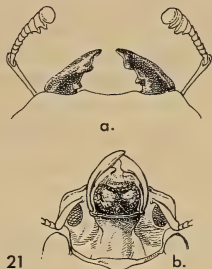
¹ Mis habituellement en synonymie avec *aper* Gestro, quoique la conspécificité ne soit pas évidente.

² En fait *curtus* est apparenté à *opacus* Burm., aucunement à *sculptipennis*.

Tête transverse, régulièrement convexe. Front déclive, sans carène. Une petite bosse devant chaque oeil. Epistome effacé. Canthus très étroits, arrondis, divisant complètement les yeux. Joues non bossuées. Le disque est lisse et brillant, avec une ponctuation obsolète qui devient plus profonde et plus serrée au droit des yeux. Mandibules courtes, noires, brillantes, peu cintrées. Chacune d'elles porte une dent transversale basale interne et une dent préapicale; la dent préapicale,



Aegus ambiguus n. sp.
Vue dorsale
du ♂ holotype.



Détails de structure.
a. Armature mandibulaire
de *Aegus ambiguus* ♂,
b. Mentum de *Figulus*
moluccanus.

obtuse, est plantée sur le dessus de la mandibule, formant fourche verticale avec l'apex. Antennes courtes, à scape légèrement massué, les articles IV à X pourvus de courtes soies noires.

Pronotum transverse et convexe. Marge antérieure avancée, marge postérieure subrectiligne. Côtés légèrement arrondis, l'angle médian obtus, l'angle postérieur marqué par une dent infime. Toutes les marges rebordées. Le disque est lisse et brillant, avec une ponctuation fine et espacée qui s'accroît en direction des marges.

Elytres courts et convexes, légèrement renflés à leur $\frac{1}{3}$ distal. Epaule marquée par un denticule coudé vers l'extérieur. Chaque élytre porte, à partir de la suture, 5 stries distinctes, puis une bande striée mal définie, puis une zone couverte de points alignés. Les interstries 0-I, II-III et IV-V sont deux fois plus larges que les interstries I-II et III-IV. Toutes les interstries sont densément ponctuées sur leurs $\frac{2}{3}$ proximaux, la ponctuation s'effaçant sur leur $\frac{1}{3}$ distal.

Submentum avec une ponctuation espacée et peu profonde. Dessous lisse, sauf quelques points sur la saillie prosternale et sur les mésoséfémurs et métaséfémurs. Pattes courtes, à tarses courts et grêles. Des files de soies rousses sur les tranches tibiales, des brosses de soies rousses sous les tarses. Mésotibias à tranche épineuse. Métatibias inermes.

Holotype: 1 ♂ (fig. 20, édéage fig. 5 d), longueur 14 mm, largeur 6,5 mm, Sumatra, Médan, env. de Dolok Baros, 2^e semestre 1905, ex-coll. Le Moul.

Ce Dorcide est d'un faciès anormal; sa couleur, son armature mandibulaire (fig. 21a), sa sculpture élytrale ne permettent de le rattacher à aucun groupe avec certitude. L'étude de nouveaux exemplaires, surtout s'ils comportent des ♀♀, conduirait peut-être à l'élever au rang de génotype, entre les *Metallactulus* et la petite tribu d'*Aegus* que DIDIER et SÉGUY ont conservé, après Fairmaire, sous le nom d'*Alcimus*. Malgré une certaine ressemblance superficielle, il ne peut être rapproché du petit genre australien *Dorculus* Didier, en raison de ses yeux totalement divisés et de ses métafémurs normaux.

***Figulus moluccanus* n. sp.**

Espèce de taille moyenne, de stature parallèle. Dessus d'un noir de jais, dessous d'un roux très foncé.

Tête fortement transverse, deux fois plus large que haute. Angles antérieurs marqués, raccordés par une inflexion aux canthus; ceux-ci sont larges, rectilignes, parallèles, excavés et rebordés, terminés postérieurement par un angle obtus suivi d'une légère concavité. Une bosse devant chaque oeil; une bosse occipitale de part et d'autre de l'axe. Epistome étroit, bien avancé en languette bilobée entre les mandibules. Surface couverte de gros points espacés et enfoncés, sauf sur les canthus qui sont lisses. Mandibules longues, épaisses, peu incurvées, renflées latéralement. Chacune d'elles porte une dent interne bien développée et deux carènes supérieures enserrant une dépression.



22

Figulus moluccanus n. sp.
Vue dorsale
de l'holotype.

Pronotum très convexe, à angles antérieurs peu avancés, à angles médians et postérieurs très arrondis, à côtés renflés. Marges latérales rectilignes, rebordées, non crénelées. Marge antérieure sinuée, portant un tubercule médian. Marge postérieure subrectiligne. Sillon médian très marqué, bien élargi sur le disque, couvert de gros points enfoncés sétigères. Surface densément couverte de gros points sétigères, laissant deux bandes discales

lisses de part et d'autre du sillon médian.

Elytres convexes, allongés. Epaule avec une petite épine et quelques crénelures. Chaque élytre porte, à partir de la suture, 6 stries fines et profondes ponctuées de points sétigères, puis 3 files de points sétigères enfoncés. Interstries fortement convexes, lisses.

Mentum à marge antérieure cordiforme; son contour, marqué par une file de granules, enferme une plage brillante, peu ponctuée, formée de deux dépres-

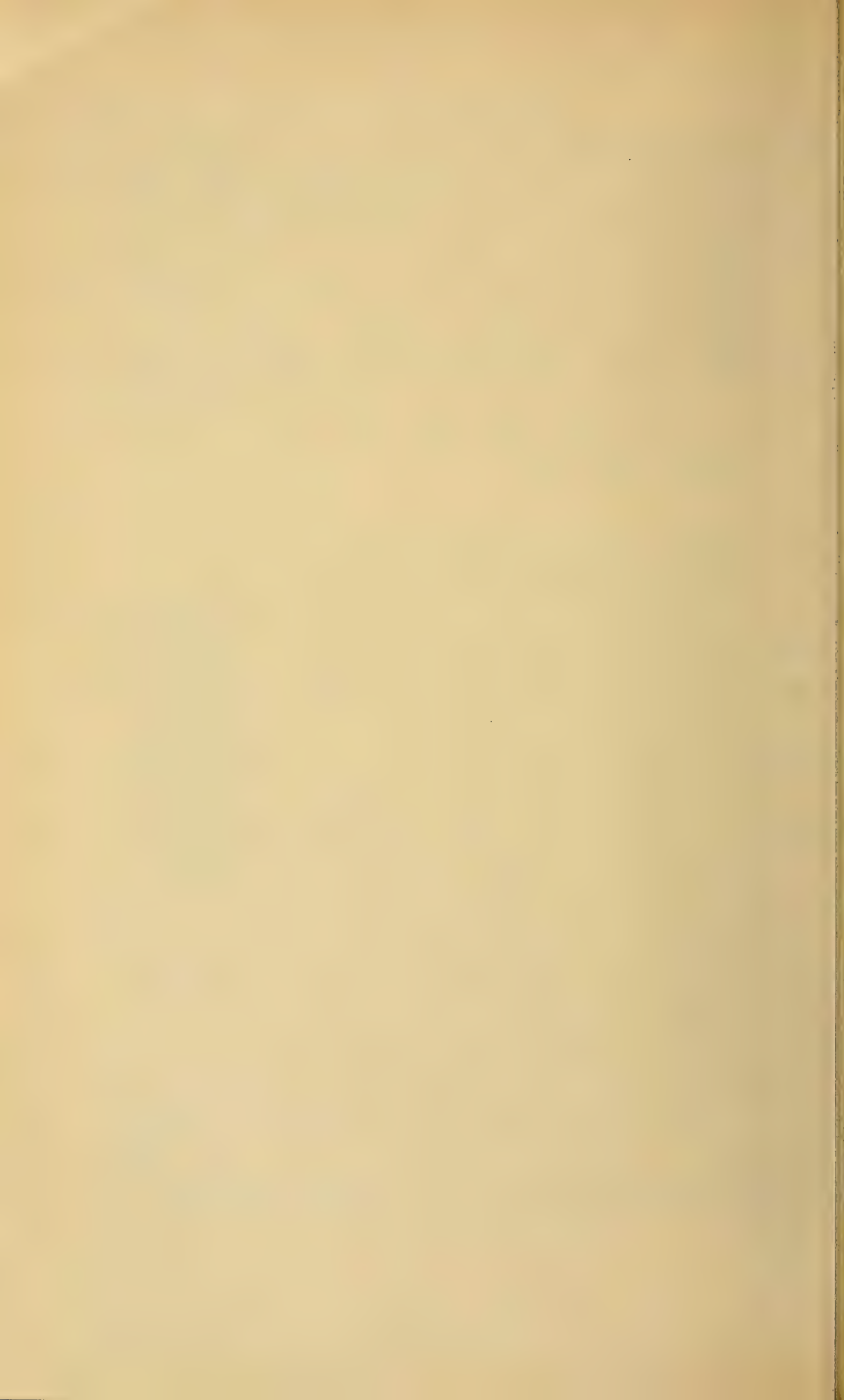
sions adjacentes peu profondes (fig. 21 b). Antennes rousses de 10 articles. Des soies rousses sur les art. VII à X. Dessous assez fortement ponctué de points sétigères, sauf sur le disque métasternal qui est presque lisse. Tarses soyeux. Mésotibias multi-épineux. Métatibias avec une forte épine médiane et quelques épines plus faibles.

Holotype: 1 ex. (fig. 22), longueur 11 mm, largeur 4 mm, I. Halmaheira, Biaur 600 m, 7-x-1951, native collectors.

Cette espèce frappe par sa très forte ponctuation pronotale associée à la coupe rectiligne des canthus. Ces deux caractères la rapprochent de *detzneri* Kriesche (décrit de Sattelberg, Nouvelle-Guinée). Mais chez *detzneri* la taille est plus forte (13 mm au moins), la couleur est plus claire, l'épistome est court, large et à marge rétuse, le mentum est d'un type tout différent, avec deux tubercules latéraux comme chez *mento* Albers.

BIBLIOGRAPHIE

- ARROW, G. J. 1935. *A contribution to the classification of the Coleopterous family Lucanidae*. Trans. Roy. Ent. Soc. Lond., 83: 105-125, pl. VI.
- 1943. *On the genera and nomenclature of the Lucanid Coleoptera and descriptions of a few new species*. Proceed. Roy. Ent. Soc. Lond., 12 (9-10): 133-134.
- BENESH, B. 1960. *Coleopterorum Catalogus. Supplementa edita a W. Hincks. Pars 8 (Editio secunda). Lucanidea (sic). 's-Gravenhage*.
- DIDIER, R. et E. SÉGUY. 1952. *Catalogue illustré des Lucanides du Globe*. Atlas. Encycl. Entom. A-XXVIII. Lechevalier, Paris.
- et E. SÉGUY. 1953. *Catalogue illustré des Lucanides du Globe*. Texte. Encycl. Entom. A-XXVII. Lechevalier, Paris.
- JAKOWLEW, B. E. 1897. *Description de quelques nouvelles espèces de la famille des Lucanides*. Horae Soc. ent. Ross. 31: 240-244.
- KRIESCHE, R. 1920. *Zur Kenntnis der Lucaniden*. Archiv für Naturg. A. 8: 92-125.
- LISLE, M. O. DE. 1964. *On some new Stag-beetles (Col. Lucanidae) from Southeast Asia*. Niponius, II-8: 41-49.
- 1967. *Note sur quelques Coleoptera Lucanidae nouveaux ou peu connus*. Rev. Suisse Zool., 74-2: 521-544.
- 1969. *Diagnose d'un Rhaetulus Westwood nouveau*. C. R. des Séances, SPHN Genève, NS 3 (1968): 134-135.
- MÖLLENKAMP, W. 1902. *Beitrag zur Kenntnis der Lucaniden-Fauna*. Insekten-Börse, XIX: 353-356.
- NAGEL, P. 1941. *Neues über Hirschkäfer*. Deutsche Ent. Zeits.: 54-75.
- PARRY, F. S. 1864. *A Catalogue of Lucanoid Coleoptera*. Trans. Ent. Soc. Lond., II: 1-144, 12 pl.
- 1870. *A revised Catalogue of the Lucanid Coleoptera, with remarks on the Nomenclature and Descriptions of new species*. Trans. Ent. Soc. Lond., I: 53-118, 3 pl.
- SÉGUY, E. 1954. *Les Hemisodorcites du Muséum de Paris*. Revue Fr. Entom., XXI-3: 184-194, 16 fig.
- 1955. *Note sur les Coléoptères Lucanides*. Revue Fr. Entom., XXII-1: 32-42.



Ein neuer sardischer *Stenus*
nebst Bemerkungen über das Subgenus
Hemistenus Motschulsky
(Coleoptera, Staphylinidae)

76. Beitrag zur Kenntnis der Steninen

von

Volker PUTHZ

Schlitz/Hessen

Mit 16 Textfiguren.

Die Gattung *Stenus* Latr. ist von Entomologen des vorigen Jahrhunderts (MOTSCHULSKY, REY) in sechs Untergattungen aufgeteilt worden, die heute aber zum Teil aufgrund neuerer Untersuchungen (vgl. z. B. PUTHZ, 1967) als künstlich erkannt worden sind. Das Subgenus *Hemistenus* bildet allerdings, im Gegensatz zu *Tesnus* und *Parastenus* zum Beispiel, eine phylogenetische Einheit, jedenfalls was seine nordhemisphärischen Vertreter angeht. Von diesen leben die meisten (ca. 80 %) im europäischen Faunenbereich.

Obwohl diese Arten mehrfach von L. BENICK (noch 1951) untersucht wurden, haben meine Studien gezeigt, dass mehrere europäische Arten bisher entweder nicht erkannt worden sind oder auch die Kenntnisse von der Verbreitung der schon bekannten Taxa mangelhaft sind (*Stenus butrintensis* Smetana, beschrieben aus Albanien, liegt mir zum Beispiel von England bis Kleinasien vor). Die Gründe dafür sind im Materialmangel und unzureichender Untersuchungstechnik zu suchen.

Ich habe in der letzten Zeit umfangreiches *Hemistenus*-Material aus der ganzen Paläarktis vor Augen gehabt und dabei unter anderem festgestellt, dass die Spermatheka — soweit vorhanden — ein sicheres arttrennendes Merkmal

ist; schon SANDERSON hat 1946 bei nearktischen Hemistenen damit gearbeitet. Dieses Merkmal ist von grosser Bedeutung, gibt es doch gerade bei *Hemistenus* einige Arten, bei denen auf 60 Weibchen nur 1 Männchen entfällt, der Aedoeagus hier also nur selten zur Verfügung steht. Diese Sexrelation ist aber — worauf ich besonders hinweisen möchte — im grossen Areal einer Art zum Beispiel (*pallitarsis* Steph.) durchaus nicht konstant, auf dem Balkan sind hier die Männchen viel häufiger als in Mitteleuropa. Ob dafür klimatische Faktoren verantwortlich sind, können erst weitere, besonders ökologische Untersuchungen zeigen.

Aus den wertvollen Aufsammlungen Monsieur SENGLETs in Sardinien lagen mir mehrere Hemistenen vor, darunter auch eine neue Art, die ich schon aus anderen Sammlungen kannte, Schwesterart des *pallitarsis*. Diese wird hier beschrieben und mit *pallitarsis* verglichen. Sie wurde zusammen mit *pallitarsis* und *salinus* erbeutet.

Insgesamt sind damit folgende *Hemistenus* — Arten aus Sardinien bekannt:

? *Stenus pubescens* Stephens (nach PORTA 1926, erscheint mir fraglich, Beleg?)

Stenus pallitarsis Stephens

Stenus tardus n.sp.

Stenus canescens Rosenhauer (von PORTA nicht genannt, Belege im Senckenberg-Museum Frankfurt am Main, coll. BENICK, coll. SCHEERPELTZ und coll. m.)

Stenus salinus Brisout de Barneville (hierbei handelt es sich nicht um eine Rasse des *binotatus* Lj., wie bisher vielfach, auch von mir, angenommen, sondern um die Schwesterart des *canescens*, wie an anderer Stelle ausführlich begründet wird)

? *Stenus binotatus* Ljungh (nach PORTA, 1926, vermutlich mit *salinus* verwechselt)

Stenus picipennis Erichson (nach PORTA, 1926, aber sehr wahrscheinlich)

Stenus picipes Stephens

Stenus languidus Erichson

Stenus flavipes Stephens.

***Stenus (Hemistenus) tardus* nov. spec.**

Schwarz, bleigläzend, mässig fein und dicht punktiert, dicht weisslich behaart. 1. Fühlerglied schwarz, 2.-8. rötlichgelb, die Keulenglieder dunkelbraun. Taster einfarbig rötlichgelb. Beine schwarz, die Tarsen abstechend gelblichbraun gefärbt, Spitze des 5. Gliedes und Klauen schwarz. Oberlippe schwarz, mässig dicht, kurz behaart.

Länge: 5,0-6,5 mm

♂ — Holotypus und 1 ♂, 3 ♀♀ — Paratypen: SARDINIEN: Benetutti, Sassari, 22.IX.1968 (SENGLET); 8 ♂♂, 13 ♀♀ — Paratypen: Oshiri, Sassari, 22.IX.1968 (SENGLET); 3 ♂♂, 5 ♀♀ — Paratypen: Siliqua, Cagliari, 17.IX.1968 (SENGLET); ♂ — Paratypus: Decimomannu, Cagliari, 18.IX.1968 (SENGLET); 3 ♂♂, 1 ♀ —

Paratypen: S. Sperate, 24.III.1892 (DODERO); ♀ — Paratypus: Sardinia (U. LOSTIA); ♂ — Paratypus: „Gallia“ (ex coll. BAUDI DI SELVE); ♂ — Paratypus: SPANIEN: Cuenca, 1898 (KORB, coll. DANIEL).

Der Kopf ist etwa so breit wie die Elytren zwischen den Schultern, viel schmaler als die Elytren in ihrer grössten Breite (909:1062 MY), seine ziemlich breite Stirn (mittlerer Augenabstand: 525) zeigt zwei breite und flache Seiteneindrücke, der Mittelteil ist breit gewölbt erhoben, liegt weit über dem inneren Augenrandniveau. Die Punktierung ist fein und dicht, der mittlere Punktdurchmesser ist grösser als eine Augenfacette, aber kleiner als der Basalquerschnitt des 3. Fühlergliedes, die Punktabstände sind seitlich so gross oder wenig grösser als die Punktradien, auf der erhobenen Stirnmitte übertreffen sie vielfach die Punktgrösse.

Die robusten Fühler ragen über die Mitte des Pronotums hinaus, ihre Keulenglieder sind deutlich länger als breit.

Der Prothorax ist deutlich länger als breit (998:807), etwa in der Mitte am breitesten, nach vorn sehr flach konvex, rückwärts flach konkav verengt. Hinter der Mitte ist er lateral jederseits eingedrückt, hinter dem Eindruck wird eine breite, aber nicht starke Beule sichtbar. Die Punktierung ist kaum gröber als am Kopf und etwa ebenso dicht, auf den Seitenbeulen und längs der Mitte etwas weitläufiger.

Die Elytren sind viel breiter als der Kopf (1062:909), viel länger als breit (1254:1062), an der Naht etwa so lang wie breit, ihre Seiten hinter den eckigen Schultern rückwärts lang gerade erweitert, im hinteren Sechstel etwas eingezogen, an den Hinterecken flach ausgebuchtet, am Hinterrand mässig tief rund ausgerandet. Der Nahteindruck ist breit und ziemlich tief, er erlischt beim Männchen vor der, beim Weibchen zur Elytrenmitte, der Schultereindruck ist flach, zwischen ihm und dem Nahteindruck sind die Elytren basal etwas erhoben. Die Punktierung ist gut so stark wie am Pronotum, regelmässig, die Punktabstände sind meist grösser als die Punktradien, selten erreichen sie Punktgrösse.

Das breite Abdomen ist rückwärts deutlich verschmälert, die Seiten sind breit aufgebogen gerandet, sehr dicht punktiert und sehr dicht weisslich behaart, die basalen Quereinschnürungen der ersten Tergite sind wenig tief, das 7. Tergit trägt einen deutlichen Hautsaum. Die Punktierung ist überall fein und dicht, vor der Hinterrandmitte der ersten Tergite befindet sich meist eine Glättung, die sich manchmal nach vorn ausdehnt. Vorn ist die Punktierung etwa so grob wie am Kopf, rückwärts wird sie etwas feiner, auf dem 7. Tergit sind die Punkte etwas feiner als eine Augenfacette, ihre Zwischenräume kleiner als die Punkte, erst auf dem 10. Tergit sind die Punktabstände viel grösser als die Punkte.

An den kräftigen Beinen sind die Hintertarsen nicht ganz zwei Drittel schienenlang, ihr 1. Glied ist deutlich länger als das 2., aber kürzer als das letzte: 179-128-160-166-192, schon das 2. Glied ist tief gelappt.

Die ganze Oberseite ist deutlich eng isodiametrisch genetzt.

Männchen: Beine ohne Auszeichnungen. 4. Sternit in der Hinterrandmitte äusserst flach, kaum erkennbar ausgerandet, davor etwas weitläufiger punktiert. 5. Sternit in der Hinterrandmitte ebenfalls sehr flach und breit ausgerandet, davor halbkreisförmig eingedrückt, die Eindruckseiten rückwärts auffällig dicht goldgelb behaart. 6. Sternit am Hinterrand breit, aber tiefer als das 5. ausgerandet, davor auch etwas länger breit eingedrückt, die Eindruckseiten hinten ebenfalls mit goldgelber Bürste. 7. Sternit am Hinterrand sehr breit und flach ausgerandet, längs der Mitte breit deutlich dichter und feiner als an den Seiten punktiert und behaart. 8. Sternit (Abb. 11). 9. Sternit (Abb. 5). 10. Tergit (Abb. 1).

Der Aedoeagus (Abb. 9) ist lang, der Apikalteil des Medianlobus breit, vorn breit knopfförmig abgerundet, bei Seitenansicht ziemlich stark dorsad gekrümmt. Ventroapikal zeigt er keine Beule (wie bei *pallitarsis*). Im Innenaufbau stimmt er gut mit seiner Schwesterart überein. Die Parameren sind breit, an der Spitze nach innen gebogen und etwa dreieckig verbreitert und hier nicht — wie bei *pallitarsis* — auffällig verdunkelt.

Weibchen: 8. Sternit in der Hinterrandmitte auffällig rund vorgezogen (Abb. 14). Valvifera (Abb. 7). 10. Tergit (Abb. 2). Spermatheka (Abb. 13).

Variabilität: die Ausdehnung der hinteren Mittelglättung der ersten Tergite variiert.

Da diese Art bisher mit *pallitarsis* verwechselt worden ist, habe ich zum Vergleich die Sexualcharaktere dieser Art nach einem mit *tardus* am gleichen Fundort zusammen erbeuteten Exemplar abgebildet. Man unterscheidet beide Arten am besten nach diesen Charakteren: Bei *pallitarsis* reichen die Seitenspitzen des 9. Tergites weniger weit rückwärts, das 10. Tergit erscheint dadurch länger und weniger breit (Abb. 3, 4). Das 9. Sternit zeigt wenig deutliche Unterschiede (Konstanz?) (Abb. 6, 8). Dafür aber ist der Ausschnitt am 8. Sternit des Männchens (auch von der Seite zu sehen!) bei *pallitarsis* viel schmaler und spitzer (Abb. 12), der Mittelvorsprung des 8. Sternits beim Weibchen breiter, kürzer und seitlich weniger konkav abgesetzt (Abb. 15). Der Aedoeagus des *pallitarsis* (Abb. 10) besitzt einen schmäleren, vorn dreieckig verbreiterten Medianlobus mit ventroapikaler Beule, ist weniger dorsad gekrümmt und hat seitlich gekrümmte, vorn runde und geschwärmte Parameren. Die Spermatheka (Abb. 16) ist vorn flacher ausgerandet und weniger stark sklerotisiert. Äusserlich ist *pallitarsis* etwas kleiner und deutlich schlanker als *tardus*, der Kopf im Verhältnis zu den Elytren schmaler, der Prothorax kürzer, ebenso die Elytren. Die Ventralauszeichnung des 5. und 6. Sternites der Männchen ist ebenfalls deutlich verschieden.

Die neue Art könnte eventuell noch mit *canescens* Rosh. oder *salinus* Bris. verwechselt werden; vom ersteren trennt man sie durch ihren längeren Halsschild und schmälere Kopf, von beiden durch auch auf den Glättungen genetztes

Abdomen und die Sexualcharaktere, von *butrintensis* Smet, schliesslich durch robusteren Bau und die Sexualcharaktere.

Ich habe zuerst angenommen, dass es sich bei *tardus* um eine tyrrhenisch verbreitete Art handele (Sardinien-Spanien—die Angabe „Gallia“ in coll. BAUDI ist vielleicht nicht zutreffend), konnte aber unter den zahlreichen Hemistenen, die ich bisher sah, kein sicheres Stück aus Nordafrika finden.

Holotypus und Paratypen im Muséum d'histoire naturelle de Genève, Paratypen auch im Zoologischen Museum Turin, in der Bayerischen Staatssammlung München, im Zoologischen Museum Berlin, Britischen Museum London, coll. BINAGHI (Genua) und meiner Sammlung. Die Art dürfte sich auch noch unter Material der Sammlung DODERO (Museo Civico di Storia naturale di Genova) finden, das mir nicht zugänglich war.

LITERATUR

- BENICK, L. 1951. *Über Stenus picipes Steph. und monachus Bernh., nebst einer Bestimmungstabelle des Subgenus Hemistenus Rey (sic!).* Mitt. Münchn. Ent. Ges. 41: 283-290.
- PUTHZ, V. 1967. *Über Stenus (Parastenus) alpicola Fauvel und andere abweichend gebaute paläarktische Parastenus-Arten (Coleoptera, Staphylinidae) 44. Beitrag zur Kenntnis der Steninen.* Ann. Ent. Fenn. 33: 226-256.
- SANDERSON, M. W. 1946. *Nearctic Stenus of the croceatus group (Coleoptera, Staphylinidae).* Ann. Ent. Soc. Amer. 39: 425-430.

ABB. 1, 2.

Stenus tardus n.sp. (Paratypen), 10. Tergit des ♂ (1), des ♀ (2).

ABB. 3, 4.

Stenus pallitarsis Steph., 10. Tergit des ♂ (3), des ♀ (4).

ABB. 5, 6.

9. Sternit der ♂♂: *tardus* n.sp. (5), *pallitarsis* Steph. (6).

ABB. 7, 8.

Valvifera der ♀♀: *tardus* n.sp. (7), *pallitarsis* Steph. (8).

ABB. 9, 10.

Ventralansicht der Aedoeagi im mikroskopischen Präparat: *tardus* n.sp. (9), *pallitarsis* Steph. (10).

ABB. 11, 12.

8. Sternit der ♂♂: *tardus* n.sp. (11), *pallitarsis* Steph. (12).

ABB. 13.

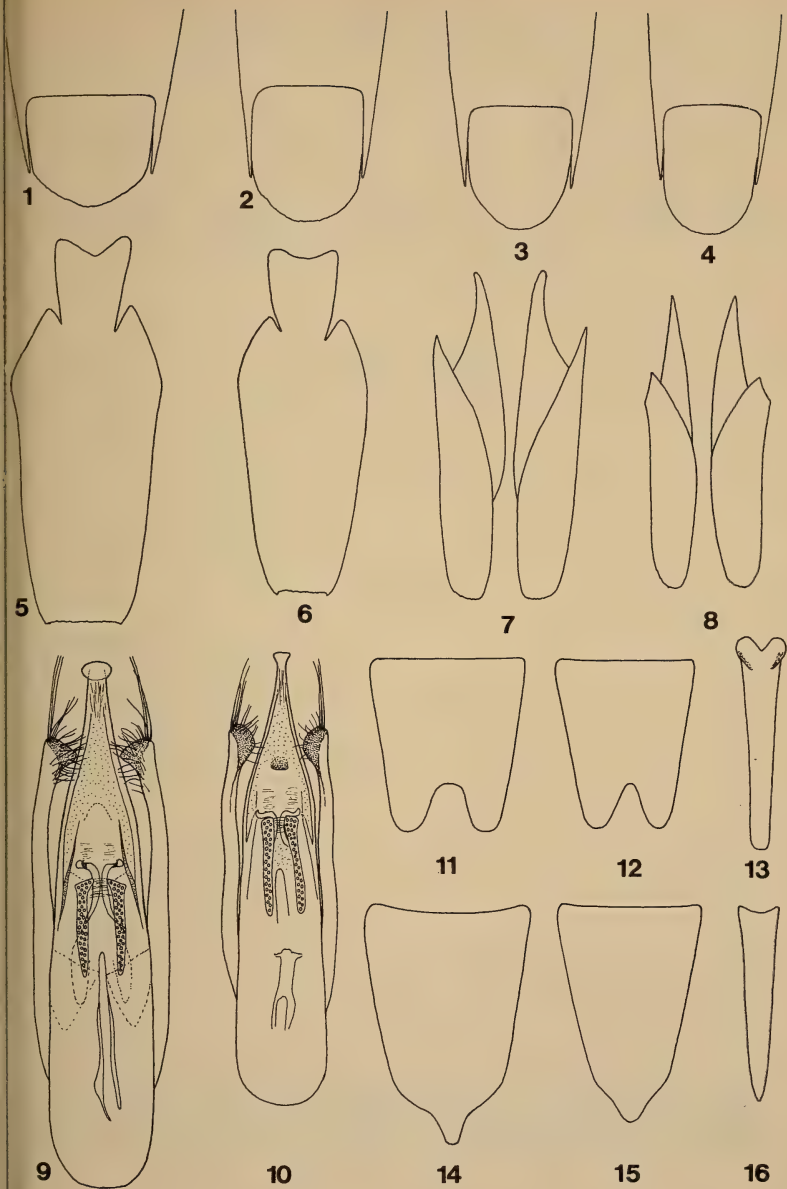
Spermatheka des *tardus* n.sp.

ABB. 14, 15.

8. Sternit der ♀♀: *tardus* n.sp. (14), *pallitarsis* Steph. (15).

ABB. 16.

Spermatheka des *pallitarsis* Steph.



Le Chat forestier d'Europe *Felis s. silvestris* Schreber 1777 en Suisse¹

par

Paul SCHAUENBERG

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Avec 6 figures

SOMMAIRE

Introduction	128
Distribution ancienne en Suisse	128
Le Chat forestier dans les cantons suisses	129
Distribution actuelle, fréquence	138
Liste chronologique des captures connues	138
Spécimens de provenance suisse conservés	143
Mensurations	146
Notes sur la biologie du Chat forestier	147
Introduction dans les Alpes	150
Le Chat domestique féral	150
Résumé	153
Zusammenfassung	153
Summary	153
Bibliographie	154

¹ Généralement connue sous le nom de « Chat sauvage », *F. silvestris silvestris* Schreber 1777, la sous-espèce typique, définie par HALTENORTH (1953), a été désignée par cet auteur comme « Waldkatze » (Chat forestier). Cette dénomination correspond bien au biotope de l'espèce en Europe occidentale et permet d'éviter toute confusion avec le Chat domestique retourné à la vie sauvage, qui habite les régions montagneuses de la Suisse.

INTRODUCTION

Comme l'a écrit MEYLAN (1966), les Mammifères de la Suisse sont encore mal connus. Certaines espèces ont disparu de notre territoire avant même d'avoir pu être étudiées (Lynx, Ours); d'autres ont presque atteint le seuil de l'extinction (Loutre), alors que le Bouquetin et le Castor, exterminés au début du XIX^e siècle, ont été réintroduits avec succès. Le Chat forestier d'Europe, hôte discret des forêts, survit dans le Jura et dans les régions boisées proches de la frontière française.

Une étude exhaustive de la littérature m'a permis d'apprécier le peu de connaissances que nous possédons sur ce Félin, objet de récits parfois fantaisistes. Parallèlement à l'enquête menée sur le Lynx (SCHAUBENBERG, 1969 a) auprès des musées suisses, en 1968, j'ai dressé un inventaire des spécimens de *F. silvestris* conservés. En fait, bien que le Chat soit numériquement mieux représenté dans les collections que le Lynx, nous ne pouvons que déplorer la pauvreté du matériel.

Je remercie vivement MM. les Directeurs et Conservateurs, qui ont répondu à mes questionnaires et m'ont aimablement communiqué tous les renseignements désirés. Je suis particulièrement obligé à MM. A. Meylan, Changins; H. Sägesser, Musée d'Histoire naturelle de Berne; H. Schaefer, Musée d'Histoire naturelle de Bâle et E. Sermet, Musée d'Yverdon, d'avoir consenti à me prêter les crânes de leurs collections.

DISTRIBUTION ANCIENNE EN SUISSE

Le Chat forestier *F. silvestris silvestris* est une ancienne espèce autochtone, qui a vraisemblablement évolué en Europe. Les restes fossiles en sont peu fréquents au pléistocène. (KURTÉN, 1965).

Le Chat forestier n'a pas été trouvé dans le paléolithique alpin: grotte du Scé, près de Villeneuve (DE SAUSSURE, H. Arch. des Sc. Genève, 1870: 105-107); Wildkirchli, Drachenloch, Wildermannisloch (HESCHELER, 1930). En revanche, il est présent dans les grottes et abris sous roche du Jura où de nombreux restes ont été recueillis: Grotte de Soyhières, BE (STEHLIN, 1918); grotte de Schalberg, BL (DUBOIS et STEHLIN, 1933); Schlossfelsen, Birseck, BL (STEHLIN, 1918); Schlossfelsen Thierstein, près Büsserach, BE (STEHLIN, 1918); grotte du Cotencher, NE (DUBOIS et STEHLIN, 1932); grotte du Kesslerloch, près Thayngen, SH (HESCHELER, 1907); grotte de Schweizerbild, près Schaffhouse (NUESCH, 1896, STEHLIN, 1932); grotte du Käsloch, près Winznau, SO (BALLY, 1908; HESCHELER et KUHN, 1919).

Des os de *F. silvestris* ont été identifiés dans les stations néolithiques suivantes: Lac de Constance (VOGEL, 1933; HESCHELER, 1933); station de Obermeilen, lac de Zurich (KUHN, 1935); Robenhausen, près Wetzikon, Zurich (RUTIMEYER, 1862);

Wauwil, Lucerne (FISCHER-SIGWART, 1892 a); Egozwil 2, près Wauwil, Lucerne (HESCHELER et RUEGER, 1939); Seematten-Gelfingen, lac de Badegg, Lucerne (HESCHELER et RUEGER, 1940); stations du lac de Bienne, Berne (STUDER, 1883); Port, près Nidau, Berne (GERBER, 1940); Moosseedorf, Seedorfsee, Berne/Soleure (RÜTIMEYER, 1862); Port-Conty, Saint-Aubin, Neuchâtel (REVERDIN, 1930); Auvernier, Neuchâtel (REVERDIN, 1932); Burgäschisee, Soleure (DANEGGER, 1959).

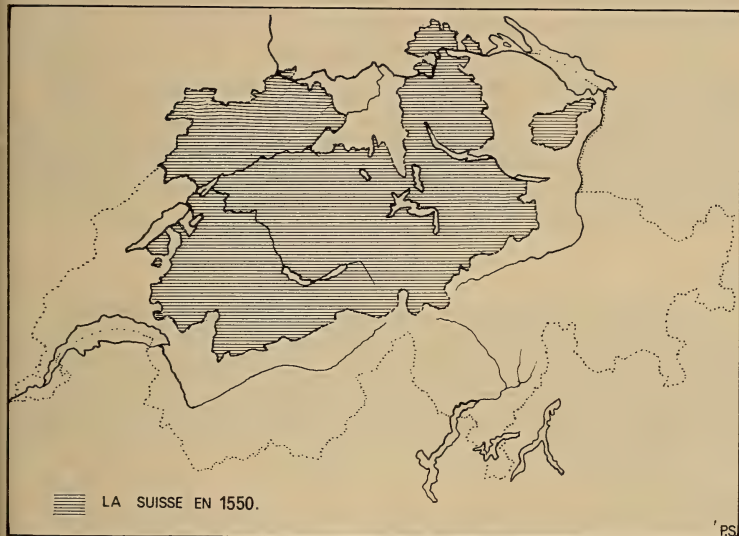


FIG. 1.

LE CHAT FORESTIER DANS LES CANTONS SUISSES

APPENZEL

STEINMÜLLER (1821) considérait l'espèce comme très rare (überall höchst selten) au début du XIX^e siècle. ZOLLINGER (1959) est d'avis que le Chat sauvage n'aurait jamais existé en Rhodes-Extérieures, et qu'il a été exterminé en Rhodes-Intérieures depuis au moins 200 ans.

ARGOVIE

Déjà rare en 1844, l'espèce n'habitait plus que les grands massifs forestiers accidentés du Refental, Heuelscheuer, Betental, Boowald et du Fricktal.

(BRONNER, 1844) mentionne la capture d'un spécimen, dont la peau fut longtemps exposée dans la boutique d'un tanneur d'Aarau. En 1886 MÜHLBERG signale une capture près de Möriken. Selon un chroniqueur anonyme, l'espèce survit encore dans les forêts du Fricktal, où ses effectifs s'amenuisent par suite de la chasse et du piégeage. Les fourrés de sapins et les terriers lui servent d'abris (ANONYME, Diana, 8, 1890: 131). A cette époque, le canton octroyait encore une prime de 10 francs par cadavre. La statistique officielle de la chasse pour 1890-1891 mentionne 3 chats sauvages (Diana, 9, 1892: 166). En 1892 l'espèce existait dans le district de Rheinfelden, où on en tuait chaque année. A l'exposition nationale de Zurich figurait une importante série de spécimens naturalisés provenant de Rheinfelden. (FISCHER-SIGWART, 1892). A la fin du siècle, un auteur anonyme publiait la note suivante (Diana, 12, 1894: 287) — « Le canton d'Argovie possède encore dans le district de Rheinfelden un certain nombre de vrais chats sauvages; les autorités s'efforcent de les détruire ». Ces efforts ont été couronnés de succès, l'espèce ayant disparu dès lors.

BÂLE

BURCKHARDT (1841) signalait encore le Chat sauvage dans les forêts. En 1910 et en 1913, ses traces ont été relevées à plusieurs reprises. On notait sa présence dans le canton, à la Lauchfluh et au Rehag, 1050 m. d'altitude, en 1912 (VON BURG, 1913). Un mâle fut abattu au début novembre 1913, près de MuttENZ, et un spécimen de 15 livres près de Schöftland, dans la première moitié de juillet 1915 (ANONYME, 1915).

BERNE

L'espèce semble mal connue dans ce canton campagnard, si l'on en croit les rares observations publiées. SCHNIDER VON WARTENSEE (1782) a consigné la première note sur le Chat forestier dans l'Entlebuch « Im Amte Schüpfen und in den Wäldern gegen der hinteren Fluhe zu, hat es auch wilde Katzen ». BONANOMI (1857) signale l'espèce dans le Val de Délémont. Plusieurs publications faisant état du Chat sauvage dans les Alpes bernoises sont à l'origine d'une grande confusion entre le Chat domestique féral et l'espèce sauvage. Ainsi KÖNIG (1814) écrit: « Einzeln in den dichten Wäldern am Fuss des Eigers in Grindelwald ». Cette note a été recopiée par TSCHUDI (1853). L'auteur anonyme de l'Almanach Helvétique (1819) parachève la confusion en ces termes: « Die wilde Katze ist überhaupt in der Schweiz ein seltenes Tier, jedoch gibt es noch hier und da in den dichten Wäldern auch im Kanton Bern ähnliche Katzen, so z.B. in dem wüsten Walde am Fuss des Eigers in Grindelwald, vornehmlich aber in den Wäldern des Jura. Selbst in der Nähe von Bern wurde vor einigen Jahren ein solches Tier getötet ». Deux Chats sauvages auraient été abattus entre 1876 et

1883 dans les districts francs du Wildstrubel-Wildhorn et du Finsteraarhorn (ANONYME, 1883). Il paraît évident que ces prétendus Chats sauvages des Alpes, sont des Chats domestiques. Dans le Jura, cependant, où l'espèce avait pratiquement cessé d'exister, on signale des réapparitions. En 1969, une femelle a été tuée dans la commune de Cornol. (SÄGESESSER, *in litt.*). Un ♂ ad. de 6,5 kg a été tué le 20-9-1965, au lieu-dit « La Piolotte », à 700 m de la frontière, sur territoire français, près de « La Goule ». (J. ROBERT, *in litt.*, 20-10-1965).

FRIBOURG

Aucune capture certaine ne permet de confirmer l'existence du Chat sauvage dans ce canton. En 1890, une note fait état d'un chat sauvage abattu par un chasseur de Môtier (Diana, 8, 1890: 135); l'auteur anonyme a toutefois omis de préciser la localité. MUSY (1891) écrivait: « Le Chat se rencontre encore quelquefois; il y a quelques années, dit-on, il en fut tué un au Moléson et 2 l'an dernier au Vully. Je ne les ai pas vus et je ne puis par conséquent rien garantir. »

GENÈVE¹

Certainement présent au début des temps historiques le Chat sauvage a rapidement disparu du canton. Hormis les 6 individus tués à Russin et Dardagny au cours de l'hiver 1826-27 (JOURNAL DE GENÈVE, 22 avril 1827) aucun Chat sauvage n'y a été signalé. Le catalogue des mammifères de Genève, publié par MORTILLET, en 1857, le mentionne dans le Jura, près de Genève et à Dully, Vaud. PITTARD (1897) ne le signale pas au Mont Salève. DOTTRENS (1958) résume la situation en ces termes:— « Le Chat sauvage, qui fut abondant dans le Jura, s'y est raréfié dès le début du XIX^e siècle. Il doit subsister farouchement dans les refuges les moins accessibles, car il descend parfois jusqu'à nos frontières. »

GLARIS

Le Chat sauvage a bien diminué au cours du XVII^e siècle (WAGNER, 1680). En 1809, THUNNER citait l'apparition de Chats sauvages çà et là, alors que STEINMULLER (1821) considérait cette espèce comme rarissime (« überall höchst selten »).

¹ *F. silvestris* réapparaît en maints endroits d'où il avait disparu. L'espèce semble en expansion. En France, le Chat forestier a été observé dans les régions limitrophes. Un mâle adulte a été pris au piège, près d'Arcine, Vuache, Haute-Savoie, en décembre 1959. Le 9-10-1969, un jeune mâle (dentition de transition) a été abattu dans le bois de Crevin au lieu-dit « Gorge du Sarreau », Collonge, pied du Salève, Haute-Savoie. J'ai identifié ce spécimen, âgé d'environ quatre mois. Quelques observations diverses permettent d'affirmer l'existence de l'espèce à proximité immédiate de la frontière suisse. Le Muséum de Genève possède 4 spécimens provenant du Jura français, où l'espèce n'est pas rare: 1 ♀ gestante (1 foetus), Reculet, Ain, 2-4-1901. (LAFOND, 1925, a écrit par erreur que cette ♀ a été tuée en octobre 1913; note reprise par HAINARD, 1961). 1 ♂ ad. Reculet, Ain, 17-3-1911; 1 ♂ ad.; Jura au-dessus de Collonge (Ain); 1 ♂ subad., 25-10-1913, Reculet (Ain).

Vingt ans plus tard, HEER (1846) ne mentionne plus sa présence; le Chat sauvage ne figure pas non plus dans les statistiques officielles de destruction des nuisibles pour les années 1885-1886, 1887 et 1888 (Diana, 1888).

GRISONS ¹

L'existence de *F. silvestris* dans ce canton est contestée. En fait, si l'espèce avait peuplé autrefois les forêts du bas Rheintal, ce qui n'a pas été confirmé, elle n'a pas vécu dans les vallées alpines. Sur 17 auteurs, 10 ignorent *F. silvestris*, 4 croient à sa présence et 3 écrivent qu'il a disparu. Ces chiffres ne permettent aucune conclusion, la plupart des auteurs récents se limitant à recopier les publications anciennes.

La faune des Alpes rhétiques est particulièrement bien connue, hormis le Chat sauvage. Aucun spécimen provenant des Grisons n'est conservé. BALAR (1806) le dit rare près de Davos; STEINMÜLLER (1821) écrit: « Bündten, überall höchst selten ». RÖDER et TSCHARNER (1838) considéraient le Chat sauvage comme rare dans les forêts denses du « Mittelgebiet ». Quant à THEOBALD (1861), il ne le mentionne pas dans l'Oberland. FATIO (1869), en revanche, affirme que l'espèce vivait encore dans les Grisons il y a cinquante ans. Pour BRÜGGER (1874) le Lynx, le Loup et le Chat sauvage ont disparu dans la région de Coire. PESTALOZZI (1883) ne signale pas l'espèce; pas plus d'ailleurs que les statistiques officielles de destruction des nuisibles, de 1882 à 1902 (ANONYME, 1883 b; 1886 a; Diana 1887, 1903 b). CAMPBELL (1900) réaffirme l'existence du Chat sauvage dans les Alpes et précise même que les indigènes le capturent et s'en délectent comme d'un succulent gibier! Dans son étude sur le Parc national, BRUNIES (1920) écrit: « Ueber das Vorkommen der Wildkatze im Gebiet des Parkes konnten keine zuverlässige Angaben gefunden werden ». Selon le COM. D'ET. SCIENT. AU PARC NATIONAL SUISSE (1966), ce carnivore a été exterminé au début du siècle.

LUCERNE

Disparue à présent, l'espèce paraissait localisée dans la vallée de l'Entlebuch. « — Es hat auch wilde Katzen im Entlebuch », (ANONYME, 1804). En 1858, PFYFFER ne signalait l'existence du Chat sauvage que dans les forêts de l'Entlebuch, en direction du Rothorn.

NEUCHÂTEL

L'espèce était fréquente autrefois, mais elle s'est progressivement raréfiée, sans toutefois disparaître complètement. Des individus erratiques en provenance

¹ Aucun Chat forestier n'a été signalé dans le Tyrol, et dans son excellente liste des Mammifères de la Principauté du Lichtenstein, VON LEHMANN (1963) ne mentionne pas l'espèce.

des régions limitrophes de la France contribuent à maintenir un effectif restreint. En 1875, QUIQUERREZ écrivait: « Les chats sauvages se maintiennent dans le Jura ». Au début de notre siècle, les auteurs cynégétiques le considèrent comme très rare (ANONYME, 1907; 1923). Des empreintes ont été relevées au Prévoux, près du Locle, en 1933 (BRODBECK, 1962). Selon MONARD, ce félin existerait encore près de la Brévine et dans le Val de Travers (BAUMANN, 1949). Actuellement, il est très probable qu'il en existe quelques-uns dans les grands bois le long de la frontière (F. ZBINDEN, garde-chasse, *in litt.* 8-11-1965). Un individu a été aperçu par F. ZBINDEN, près de la « Côte du Cerf », en 1958.

SAINT-GALL

Nous ne saurons vraisemblablement jamais si ce Félidé a fait partie de la faune saint-galloise. ZOLLINGER (1959) présume qu'il a été exterminé depuis au moins deux cents ans.

SCHAFFHOUSE

Le Chat sauvage a peuplé jadis les forêts du canton; IM THURM (1840) le compte parmi la faune locale. Un individu, tué dans la forêt de Neunkirch, en 1845, est conservé au Musée de Schaffhouse (SEILER, 1847). C'était là vraisemblablement le dernier représentant de son espèce, car, depuis cette date, l'on n'a jamais retrouvé trace de sa présence. Il ne figure plus dans la statistique officielle de la chasse pour 1895, ni dans celle pour 1902 (Diana, 21, 1903: 33).

SCHWYZ

Dans sa monographie, MEYER VON KNONAU (1835) ne mentionne pas le Chat forestier. Aucune capture ou observation ne sont venues confirmer sa présence dans les vallées des Alpes schwyzoises.

SOLEURE

On a peu écrit sur le Chat sauvage dans ce canton, mais sa présence n'en est pas moins certaine. En 1830, des Chats sauvages hantaient la région de Hasenmatt (ANONYME, 1832); RÜTIMEYER (1862) signale son existence près de Balsthal.

TESSIN

Le Chat sauvage n'a jamais existé au Tessin; en revanche, les vallées transalpines hébergent des Chats domestiques vivant à l'état féral. Ces Chats au pelage brun-gris, plus ou moins rayé, ont été parfois confondus avec notre espèce

européenne. Les témoignages de tous les auteurs concordent sur ce point. FRANSCHINI (1835) ne mentionne que des chats semi-sauvages (p. 96: — Katzen im halbwilden Zustand) TSCHUDI (1853) écrit que l'on ne connaît que le chat redevenu sauvage au Tessin. L'espèce ne figure pas dans le travail de PAVESI (1873). De même, HESS (1920) et WITZIG (1965) déclarent que *F. silvestris* n'existe pas ici.

THURGOVIE

Le Chat sauvage n'est pas mentionné dans la liste publiée par PUPIKOFER, en 1837.

UNTERWALD

L'existence de *F. silvestris* dans les Alpes du canton est improbable. BUSINGER (1836) ne le mentionne pas dans son étude. Une note relatant la capture d'un individu près de Kehrsitten, Nidwald, en novembre 1906 (ANONYME, Diana, 25, 1907: 26), a été complétée par AMRHEIN (1910). Cette intéressante capture est tombée dans l'oubli. Il s'agit, en fait de l'unique spécimen connu, provenant des Préalpes suisses. Grâce à l'obligeance du R. P. J. KOLLER, conservateur au Collège des Capucins, à Stans, j'ai pu examiner ce Chat sur place, le 13-11-1965. L'étiquette porte la mention: « Oberster Zingel, Kehrsitten, 20-X-1907 ». La date est vraisemblablement fausse, ou alors est-ce la date d'inscription dans la collection? Cette ♀, bien typique mesure 95 cm de longueur totale.

URI

L'espèce n'a jamais été signalée dans le canton (LUSSER, 1834).

VALAIS

Aucun Chat sauvage n'a jamais été trouvé en Valais. Dans son essai statistique sur le canton, BRIDEL (1820) ne mentionne pas l'espèce. TSCHUDI (1853) en revanche, pense que *F. silvestris* ferait des apparitions dans certaines vallées latérales. HESS (1920) écrit n'avoir connu qu'un seul individu provenant du Valais; mais il ne fournit aucun détail. Il s'agit sans doute de l'un des chats domestiques capturés entre 1910 et 1920. GALLI-VALERIO (1926) ne cite pas le Chat sauvage dans sa faune des Alpes valaisannes. Plus récemment, ZOLLINGER (1946) découvre l'existence d'un Chat sauvage, tué dans le val d'Hérens, en 1941. N'ayant pas vu lui-même ce spécimen, l'auteur base sa communication sur les assertions d'un taxidermiste zurichois, M. Klapkai, prétendu grand connaisseur du Chat sauvage,

qui a naturalisé l'animal. Cette information erronée a été largement diffusée. HAINARD (1948) et d'autres auteurs l'ont reprise sans vérification. Au terme d'une enquête, j'ai localisé ce spécimen, considéré dans toute la littérature scientifique comme le dernier Chat sauvage des Alpes suisses. Le 28-7-1965, je me suis rendu chez son propriétaire, M. J. C. HAENNI, de Sion, qui fort obligeamment, m'a permis de l'examiner. Comme je le supposais, il s'avéra être un Chat domestique. Voici les circonstances de sa capture, communiquées par M. J. C. HAENNI (*in litt.*) « — Selon mes renseignements, ce chat a été tiré par M. le Dr Louis Lorétan, dentiste à Sierre, en octobre 1941 dans les circonstances suivantes: MM. Lorétan et Amherdt se rendaient aux Mayens de Sion à 4 heures du matin, lorsque arrivés entre Vex et les Mayens de Sion, ils virent de la voiture où ils avaient pris place, le chat en question. Effrayé, l'animal se réfugia dans un arbre où il put être tiré sans difficulté, par M. Lorétan. »

VAUD

Le Chat forestier a toujours existé dans ce canton. Un fémur appartenant à un spécimen de grande taille a été recueilli par TROYON (1854) sur une colline de sacrifice helvético-burgonde, du VI^e siècle, à Chavannes sur le Veyron, près de Cossonay. Commun jadis, le Chat sauvage s'est raréfié, mais il survit dans les forêts du Jura. En 1789, RAZOUMOVSKY le considérait comme fréquent dans les bois de Bercher et de Sugnens. BLANCHET (1843) le signale dans les forêts du Jorat. Selon VUILLEMIN (1847), il habite les districts de Yvonand et de Cossonay. MORTILLET (1857) cite Dully dans sa liste. FATIO (1869) a vu plusieurs spécimens tués, soit au pied du Jura, soit dans les forêts proches de Lausanne, près de Yvonand ou dans les environs de Rolle et de Morges. A cette époque, le Chat sauvage paraissait encore fréquent, ainsi que l'écrivent du PLESSIS et COMBE, en 1869 — « Il existe constamment, mais en petite quantité dans les bois du Jura. Les fruitiers du Suchet et du Mont de Baulmes le connaissent parfaitement... ». Vers le milieu novembre 1884, un individu est abattu dans les forêts de Thierrens (FATIO, 1885).

Répandu dans le Jura et le Jorat, ce Félinid ne paraît pas avoir habité la région des Préalpes vaudoises. PITTIER et WARD (1886) ne le signalent pas dans le Pays d'Enhaut. Vers la fin du siècle dernier, il est déjà fort rare et ne figure pas dans la Statistique officielle des nuisibles détruits en 1897.

Un certain nombre de captures ont été faites de 1900 à nos jours. MEYLAN (1964) suppose sa présence dans la zone rocheuse du NE du district de la Vallée de Joux.

ZOUG

Dans sa monographie sur le canton, STAUB (1864) ne cite pas le Chat sauvage.

ZÜRICH

L'espèce était répandue jadis dans le canton. On en tuait des individus de grande taille dans les forêts proches de Zurich (Burghölzlein, Volkenschwil) (ESCHER, 1692). Au XIX^e siècle, le Chat sauvage se raréfie; SCHINZ (1837) écrit que plusieurs individus ont été abattus en quelques années; deux Chats sont capturés à Nürenndorf et Berg-am-Irchel (SCHINZ, 1842). Il n'habite plus alors que les forêts denses (MEYER VON KNONAU, 1844). L'espèce ne figure pas dans la statistique de la chasse pour 1910, mais HESS (1920) signale de façon très vague, la capture de plusieurs individus, dont 1 mâle pesant 15 livres (« vor einiger Zeit »). KELLER (1928) affirme que l'espèce n'appartient plus à la faune locale de Winterthur depuis près d'un siècle. Or, c'est précisément dans la sauvage vallée de la Töss — que je connais très bien — que ce Félin aurait trouvé les meilleures conditions de survie. Son extermination dans le canton remonte au milieu du XIX^e siècle.

Von den wilden Katzen.

Catus sylvestris.

Ein baumreuter.

Die Katzen warend bey alten zeitten nie heimisch/läbend
im wald/von dannen habend sy alle stett vnnnd heüser erfult/erfeygend
die böum in den wälden den vöglen nach zû jagen.

Wo diß chier zû finden.

In dem Schwygerland werdend der wilden Katze gar vil gefangen/ in wäld
den vnnnd dicken gestüden/ zû zeitten bey dem wasser / sind den heimischen ganz
gleich/allein grösser/mit dickern lengerem haar/braun oder grau. Die so Do
ctor Gessner besichtiget welche am end des Herbstmonats gefangen ward also: Ein
schwarzer strich gieng jren über den ruggen hâr / auch an füßsen/ vnnnd anderen orten
sach man schwarze strich/ zwüschen der brust vnd halß ein breiter fläcken/ mit ganz
reysen haaren: die farb des anderen leybs braun / am ruggen mer rot / bey seyt mer
âschenfarb: zwüschen den hinderen beinen/bey dem arß rot/ die aussersten finger der
füßsen schwarz/ der schwanz dicker dann der heimischen / vnd lenger/ mit schwarzen
ringen bezieret/das ausserst am schwanz gar nach einer spang lang/ganz schwarz.

FIG. 2.

Description de *F. silvestris*, par C. GESSNER (1563).

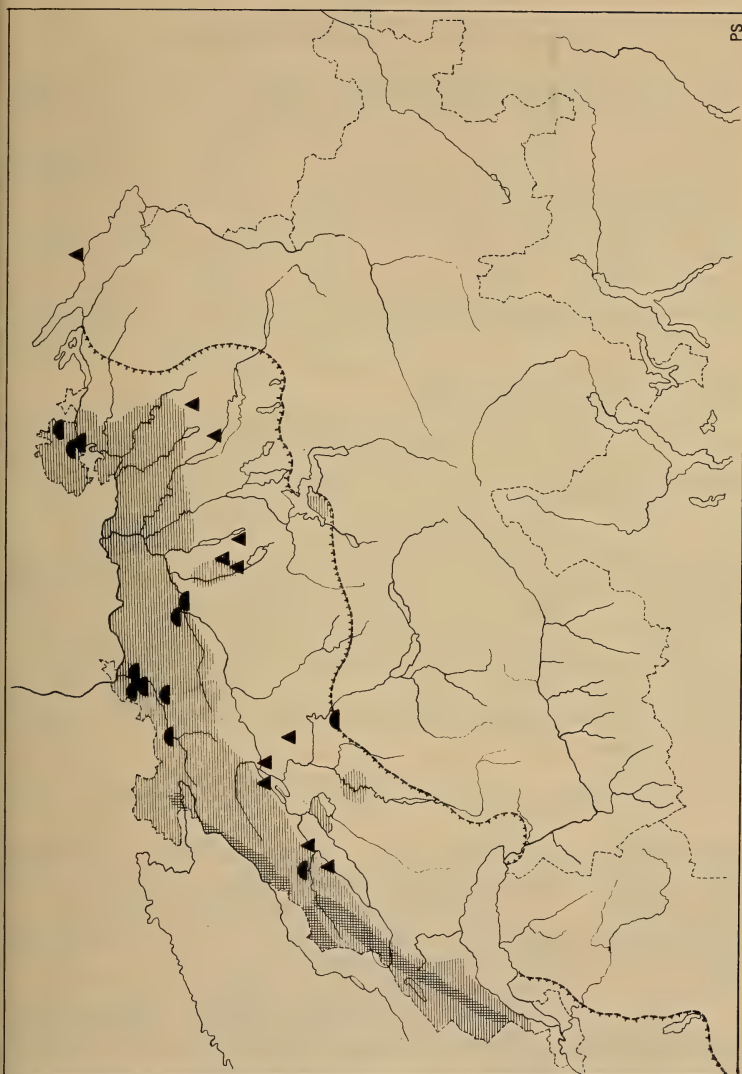


FIG. 3.

- Répartition géographique de *F. silvestris* :
- a) Restes exhumés dans les grottes (●);
 - b) Restes trouvés dans les stations néolithiques (▲);
 - c) Répartition avant 1900 (Hachures horizontales);
 - d) Répartition actuelle (Hachures verticales).

DISTRIBUTION ACTUELLE, FRÉQUENCE

Une certaine confusion régnait autrefois, tant en ce qui concerne la distribution que la fréquence du Chat forestier en Suisse. GESSNER (1563) écrivait « In dem Schwyzerlande werdend der wilden Katzen gar viele gefangen ». Reprise par les auteurs, cette note les conduisit à des interprétations erronées sur la distribution de l'espèce en Suisse. En effet, le pays ne comptait que 13 cantons en 1550 (fig. 1); les deux grands cantons alpins — Valais et Grisons — n'en faisaient pas encore partie. RÖMER et SCHINZ (1809) considéraient le Chat forestier comme une grande rareté de la faune helvétique; toutefois, SCHINZ écrit en 1837 « Sie kommt nicht häufig in unseren Wäldern vor. In den Wäldern vom Jura soll sie noch am häufigsten sein ». D'après l'auteur de l'Almanach Helvétique (ANONYME, 1819), le Chat sauvage est un mammifère rare, ce que devait confirmer TSCHUDI, en 1853.

En mars 1937, l'Inspecteur fédéral des Forêts et de la Chasse écrivait à F. HARPER, que l'espèce était probablement éteinte en Suisse; il admettait néanmoins la possibilité de la survie de quelques individus dans les forêts des Alpes et du Jura occidental (HARPER, 1945). En fait, le Chat forestier survit dans le Jura vaudois, neuchâtelois et bernois, où il se trouve en petit nombre.

Ainsi que le montrent les cartes (fig. 3 et 4), il n'a vraisemblablement pas existé dans les Alpes. Son absence dans le massif alpin suisse paraît d'autant plus remarquable que, comme l'écrivait FISCHER-SIGWART (1892 a), les Alpes constituent un excellent refuge pour la faune helvétique. Ainsi, l'Aigle, le Lynx, le Loup, l'Ours, le Chamois et le Cerf y subsistent — ou ont subsisté longtemps — après avoir été exterminés sur le Plateau et dans le Jura. S'il avait existé autrefois dans les vallées des Alpes, le Chat forestier y survivrait sans aucun doute encore de nos jours.

LISTE CHRONOLOGIQUE DES CAPTURES CONNUES

- | | |
|--------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1688 21 janvier | 1 individu de 14 livres, tué au moyen d'un bâton dans un pigeonnier, à Volkenschweil, Zurich (ESCHER, 1692). |
| 1813 printemps | 1 ♂, Almendholz, près de Berne (BAUMANN, 1949). |
| 1827 printemps | 6 individus, Dardagny et Russin, canton de Genève (Journal de Genève, 22-4-1827). |
| 1827 | 1 ♂, environs de Délémont, Berne; (BAUMANN, 1949)
1 ♀, même localité; conservée au Musée de Berne. |
| Entre 1820 et 1840 | 1 individu tué à Nürensdorf, près de Kyburg, Zurich (SCHINZ, 1842). |
| 1828 (?) | 1 individu, Berg-am-Irchel, Zurich (SCHINZ, 1842). |

- 1830 Plusieurs captures dans le canton de Zurich, au nombre desquelles figure 1 ♂ de 7,5 kg (SCHINZ 1837).
- Hiver 1842-1843 1 individu près de Neukirch, Schaffhouse (ZOLLINGER, 1959).
- 1850 (?) 1 individu de 8 kg, près de Säkingen (MUHLBERG, 1887).
- 1870 Restes de Chats dans les rebuts d'une aire d'Aigle royal; « Stelli », près d'Olten (FISCHER-SIGWART, 1892).
- De 1870 à 1889 Presque chaque année 1 ou plusieurs Chats sauvages sont tués dans le Fricktal, près de Rheinfelden (ANONYME 1890 a).
- 1878 10 février 1 individu de 16 livres, au Maley, pied de la Montagne de Chaumont, commune de Saint-Blaise, Neuchâtel (ANONYME, 1879).
- 1879 février 1 individu, Voëns, Neuchâtel (COULON, 1879). Donné au Musée de Neuchâtel.
- 1880 1 individu, Möriken, près Aarau (MUHLBERG, 1887).
- 1882 décembre 1 ♂, Chévenez, près de Porrentruy, Jura bernois.
- 1882 1 individu, Gorges de Noirvaux, Neuchâtel; conservé au musée de Fleurier (GROSSENBACHER, *in litt.*).
- 1883 été 1 ♀ gestante de 3 fœtus, forêt près de Rheinfelden; donnée au Musée de Zofingue (FISCHER-SIGWART, 1904).
- 1884 15 novembre 1 ♀, forêt de Thierrens, Vaud (FATIO, 1885).
- 1885 juin 1 ♂, Jura bernois; au Musée de Berne (BAUMANN, 1949).
- 1885 automne 2 individus, district de Porrentruy, Jura bernois (MATTHEY-DUPRAZ, 1917).
- 1885 5 décembre 1 ♂, 7,2 kg, au-dessus de Crassier (ANONYME 1886 b).
- 1885 hiver 1 ♂ ad., Bötzbegg, près de Brougg, Argovie (CLAUDE, *in litt.*).
- 1886 1 ♂, près de Rheinfelden (BAUMANN, 1949).
- 1886 25 janvier 1 ♀, Bois de Céligny, Genève, tuée par M. Mugnier, de Bogy (ANONYME, 1886 b).
- 1889 avril 1 individu, Cœuvre, près de Courchavon, Jura bernois (ANONYME, 1889 a).
- 1890 1 ♂, env. 18 livres, Bruderholz, Rheinach près Bâle, naturalisé par Schneider, Bâle et conservé à l'Ecole du district de Therwil (LOEBIGER, *in litt.*).
- 1890 octobre 1 individu, région de Môtier (?), Fribourg (ANONYME, 1890 b).
- 1890 2 individus, district de Rheinfelden, Argovie (Statistique officielle de la Chasse).
- 1890-1891 hiver 2 individus, au Vully, Fribourg (MUSY, 1891, 1898).
- 1891 1 individu, environs de Rheinfelden, Argovie. (Stat. of Chasse, Aarau).
- 1892 novembre 1 individu, au pied du Jura vaudois (ANONYME, 1893).

- 1895 10 Chats sauvages (Waldkatzen), région de Gränichen, Argovie (ANONYME, 1895).
- 1895 19 octobre 1 individu, « Creux de la Griffes », au-dessus de Gingins, Vaud (MATTHEY-DUPRAZ, 1917).
Note : Toutes les captures ci-dessous ont été publiées par MATTHEY-DUPRAZ, dans ses travaux parus en 1917-1940 Le Rameau de Sapin, 2^e série, Neuchâtel, sauf lorsque le renseignement émane d'un autre auteur.
- 1896 3 janvier 1 ♂ de 9 livres, pied du Jura vaudois (pourrait être un Chat domestique sauvage (DELUZE, 1896).
- « environs de 1900 » 1 ♀, « Jura »; conservée au Musée de Soleure (M.-D.).
 vers 1900 1 portée de petits Chats tigrés trouvés dans un tronc d'arbre, sur le Suchet, Vaud (NARBEL, 1901).
- 1900 3 janvier 1 individu; Le Sépey, Vaud (M.-D.).
- 1900 automne 1 individu, près d'Aubonne, Vaud (NARBEL, 1901).
- 1900 28 novembre 1 individu, 5 kg; Bois de Soumilloud, entre Gland et Luins, Vaud (M.-D.).
- 1903 février 1 individu; sous un bloc erratique, Mont Boudry, Neuchâtel.
- 1904 janvier 1 individu, 6 kg; sous les Rochers de Naye, Vaud (M.-D.).
- 1905 8 août 1 individu, Côte de Chaumont, au-dessus du Pré-Godet, Neuchâtel (M.-D.).
- 1906 juillet 1 individu, 8,5 kg (!); Hinterhalde von Moenchstein, près Arlesheim, Bâle-Campagne (M.-D.).
- 1906 20 octobre 1 ♀; Oberster Zingel, au pied du Bürgenstock, Nidwald (E.—, 1907; AMRHEIN, 1910); conservé au Collège de Stans.
- 1907 avril 1 individu; gorges de l'Areuse, Neuchâtel (ANONYME, 1907 b).
- 1907 16 novembre 1 individu, 10 livres, Bois de Soumilloud, entre Gland et Luins, Vaud (M.-D.).
- 1908 mai 1 individu; « La Goule », Jura bernois; conservé au Musée de Saint-Imier (M.-D.).
- 1910 décembre 1 individu; Combe de Bavelier, Jura bernois; conservé au Musée de Délémont (M.-D.).
- 1913 novembre 1 ♂; près de Muttentz, Bâle (ANONYME, 1913).
- 1915 juillet 1 individu, 15 livres; près de Schöffland, Argovie (ANONYME, 1915).
- 1915 1 individu; région de Balmfluh, chaîne du Weissenstein, Soleure (M.-D.).
- 1915 janvier 1 individu; région basse du canton de Bâle (BAUMANN, 1949).
- 1915 7 novembre 1 ♀; Chardévaz sur Montrichier, Vaud; Musée zoologique de Lausanne.

- 1917 janvier 1 ♂; « La Combe », près de Montvoie, commune d'Audincourt, Berne. Musée de Bâle n° 2037.
- 1917 10 février 1 ♀; Gorges de l'Areuse, au pied de la Montagne de Boudry, Neuchâtel (M.-D.).
- 1917 1 individu; aux « Planchettes », côtes du Doubs, Neuchâtel; pris dans un piège à renards (M.-D.).
- 1917 15 février 1 ♂, 4 kg; Gorges de l'Areuse, au bas de la Montagne de Boudry (M.-D.).
- 1920 (?) 1 individu; Ocourt, Jura bernois, à l'endroit où le Doubs quitte le territoire suisse (HESS, 1920).
- 1920 1 individu; « Jura bernois » (ZOLLINGER, 1959).
- 1920 6 septembre 1 individu; Les Golats, près de Loveresse, district de Moutier, Jura bernois (M.-D.).
- 1921 1 individu; Sainte-Ursanne, Jura bernois. Naturalisé par W. Rosselet; c'est le dernier spécimen reçu par ce taxidermiste (M.-D.).
- 1921 fin septembre 1 individu; Marais de Gland, Vaud.
- 1921 18 novembre 1 individu; Gorges de l'Areuse, Neuchâtel (M.-D.).
- 1922 8 novembre 1 ♀, 3,5 kg; Fruitière de Bevaix, Montagne de Boudry, Neuchâtel (M.-D.).
- 1923 10 septembre 1 individu (vu, mais pas abattu), Fruitière de Bevaix, Neuchâtel (M.-D.).
- 1923 28 septembre 1 individu, 3,9 kg; Bois de la Montagnette, Val de Travers, Neuchâtel (M.-D.).
- 1923 25 octobre 1 ♀ juv.; sous la Dôle, frontière franco-suisse (LARSEN 1923).
- 1924 4 janvier 1 ♂; pris au piège; forêt entre la Dôle et Saint-Cergue, Vaud (ZOLLINGER, 1959).
- 1925 janvier 1 individu; Côte de Chaumont, au-dessus de Frochaux, Neuchâtel (M.-D.).
- 1925 hiver 1 individu; aux Pradières, Montagne de Cernier, Neuchâtel (M.-D.).
- 1925 27 juin 1 individu; Saint-Imier, Jura bernois (M.-D.).
- 1925 août 1 ♀; prise au piège, Fruitière de Bevaix, alt. 1280 m. Montagne de Boudry, Neuchâtel (M.-D.).
- 1925 septembre 1 ♂; Fruitière de Bevaix, Neuchâtel (M.-D.).
- 1928 1 individu; Cudrefin; Musée de Neuchâtel (ZOLLINGER, 1959).
- 1929 1 individu; Gorges de l'Areuse; Neuchâtel (ZOLLINGER, 1959).
- 1929 1 ♀; Bois du Four, Montagne de Cortaillod, Neuchâtel; alt. 1140 m (M.-D.).
- 1930 7 novembre 1 individu, 3,5 kg; Forêt de Jorat, au fond du vallon d'Orvin, près de la Reuchenette, Neuchâtel (M.-D.).



P. S.

FIG. 4.
Captures de *F. silvestris* en Suisse.

- 1931 mars 1 ♂, 5 kg; entre Liesberg et la Reselle de Soyhières, Jura bernois (M.-D.).
- 1933 9 mai 1 individu; « aux Allevey » sur Gingins, Vaud (ANONYME, 1933 a).
- 1933 4 décembre 1 ♀; Bois de Crans, Vaud.
- 1933 5 décembre 1 ♂; Bois de Chavannes-de-Bogis, Vaud, poids 4,750 kg. conservé au Muséum de Genève.
- 1933 7 individus au total, abattus dans le canton de Vaud (DÉRIAZ, 1934).
- 1935 9 novembre 1 ♂, subadulte; Mont Aubert, sous la « Grande Roche », Vaud Musée de Lausanne n° 984.
- 1935 1 décembre 1 individu; Mont Prévoux, près Le Locle, Neuchâtel (ZOLLINGER, 1959).
- 1936 20 octobre 1 ♀, 4,5 kg; Saint-Martin, Val de Ruz, Neuchâtel (M.-D.).
- 1941 17 décembre 1 ♂ ad.; près de Mollens, Vaud; Musée de Lausanne n° 1124.
- 1949 « printemps » 1 ♀ ad.; prise au piège au-dessus de Lignièrès, Chasseral, Neuchâtel (ZOLLINGER, 1959).
- 1958 22 octobre 1 ♂, 6,1 kg; « La Côtelette », versant E. du Mont Suchet, Vaud. Conservé au Musée d'Yverdon (SERMET, *in litt.*).
- 1965 juin 1 crâne trouvé dans la Grotte des Illanches, commune de Chenit, Vaud; alt. 1430 m. (A. MEYLAN, *in litt.*).
- 1969 26 novembre 1 ♀ tuée devant un terrier, « La Montoie », Cornol, Jura bernois (SÄGESSER, *in litt.*).

SPÉCIMENS DE PROVENANCE SUISSE CONSERVÉS

BÜNDNER NATURHISTORISCHES UND NATIONALPARK-MUSEUM, CHUR GR

1 spécimen monté, sans date, ni provenance. (P. MÜLLER, *in litt.*)

MUSÉE DE L'AREUSE, BOUDRY, NE

1 spécimen monté, vers 1900, Fruitière de Bevaix, Montagne de Boudry, NE. (GRANDJEAN, *in litt.*)

MUSÉE D'YVERDON, VD

1 ♂ ad., monté, 22 octobre 1958, abattu dans la forêt sur le versant Est du Suchet VD, au-dessous du pâturage de la Côtelette, altitude 1100 m. (E. SERMET, *in litt.*)

MUSÉE CANTONAL D'HISTOIRE NATURELLE, SION VS

1 spécimen monté, sans provenance, identification douteuse. (DELÉGLISE, *in litt.*)

MUSEEN DER STADT ST. GALLEN SG

1 spécimen monté, ancien, sans indication d'origine. (F. SAXER, *in litt.*)

NATURHISTORISCHES MUSEUM ZOFINGEN AG

1 ♀ gestante, (n° 26 a), 1883, Rheinfelden; don M. Grollmann. (DÜRNWALDER, *in litt.*)

MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE, FRIBOURG FR

1 ♂ monté, 4-1-1924, pris au piège entre la Dôle et Saint-Cergue VD; vendu en 1950 à M. Linsenmaier, Ebikon, LU. (CODOUREY, *in litt.*)

NATURHISTORISCHES MUSEUM, WINTERTHUR ZH

4 spécimens montés, sans indications de date ni d'origine; Coll. Challandes. (M^{me} U. HOFMANN, *in litt.*)

NATURHISTORISCHES MUSEUM LUZERN LU

1 spécimen monté, sans date ni origine connue. (AREGGER, *in litt.*)

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE GE

1 ♂ ad., monté, 5-12-1933 (o. 852-37) Chavannes-de-Bogis VD; don E. Bory.

MUSÉE ZOOLOGIQUE DE LAUSANNE VD

1 ♀ ad., montée, 2^e moitié du xix^e siècle. Vaud.

1 ♀ ad., montée, 7-11-1915, Chardévaz s/Montrichier VD; don M. Prévôt.

1 ♂ ad., monté, 9-11-1935, Mont-Aubert; don M. A. Fallet.

1 ♂ ad., monté, 17-12-1941, Mollens VD.

KOLLEGIUM, STANS NW

1 ♀ ad., montée, 20-10-1906, Oberster Zingel, Kehrsitten, Nidwald. (Examiné à Stans, le 13-11-1965, grâce à l'obligeance du R. P. Joachim Koller).

MUSEUM SOLOTHURN SO

1 ♀ montée « Jura » (MATTHEY-DUPRAZ, 1917). Je n'ai pu obtenir confirmation de l'existence actuelle de ce spécimen.

ZOOLOGISCHES MUSEUM DER UNIVERSITÄT ZÜRICH ZH

1 ♂ ad., monté, (n° 10071), hiver 1885, Bötzbegg, près Brougg, AG.

1 spécimen monté, 1^{re} moitié du xix^e siècle, sans provenance. (C. CLAUDE, *in litt.*)

MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE BÂLE BS

1 ♂ monté, (n° 2037), fin janvier 1917, La Combe, près Montvoie sur Ocourt BE. (H. SCHAEFER, *in litt.*)

MUSÉE DE FLEURIER NE

1 ♂ monté, 1882, Gorges de Noirvaux, remis au Musée le 14-8-1883.

1 spécimen monté, sans origine ni date. (GROSSENBACHER, *in litt.*)

MUSÉE DE LA CHAUX-DE-FONDS NE

2 spécimens anciens, sans indication de date ni d'origine. (LANZ, *in litt.*)

MUSÉE DE DELÉMONT BE

1 spécimen monté, décembre 1910, Combe de Bavelier, Jura bernois. Existence actuelle de cet exemplaire non confirmée. (MATTHEY-DUPRAZ, 1917)

MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE BERNE BE

1 spécimen monté, « Jura » (Diorama)

1 spécimen monté, sans provenance. (H. SÄGESSER, *in litt.*)

1 ♀ (664/69), 26-11-1969; « La Montoie », Cornol, BE.

Note: MATTHEY-DUPRAZ (1917) signalait l'existence des exemplaires suivants dans les collections du Musée de Berne:

1 ♂, 1813, Allmendholz près Berne.

1 ♂, 1827, environs de Delémont BE

1 ♂, juin 1888, « Jura bernois »

1 ♂, décembre 1882, Chevenez, près Porrentruy BE

Les renseignements relatifs aux 2 spécimens conservés ont probablement été perdus, mais sans doute s'agit-il de deux des 4 Chats mentionnés par MATTHEY-DUPRAZ.

MUSÉE DE NYON VD

1 spécimen monté, 19 octobre 1895, « Creux de la Griffé », au-dessus de Gingins VD; don L. Miège. Existence actuelle non confirmée. (MATTHEY-DUPRAZ, 1917).

MUSÉE DE ST. IMIER BE

1 exemplaire monté, mai 1908, « La Goule », Jura bernois. Existence actuelle non confirmée. (MATTHEY-DUPRAZ, 1917).

CRÂNES DE *F. silvestris* DE PROVENANCE SUISSE CONSERVÉS

MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE BÂLE:

1 crâne (n° 5514) La Combe, près Montvoie sur Ocourt, BE.

MUSÉE D'HISTOIRE NATURELLE DE BERNE:

1 crâne ♀ ad., 1829 (n° 99), Delémont BE

1 crâne ad., vers 1860, (n° 1052), sans origine, coll. Bourgeois. (Jura?)

1 crâne ad., 1882, (n° 505), Chevenez, BE

1 crâne ad., 26-11-1969 (n° 664/69) La Montoie, Cornol, BE

MUSÉE D'YVERDON, VAUD:

1 crâne, ♂ ad., 22-11-1958, forêts du Suchet, VD.

COLL. ANDRÉ MEYLAN, CHANGINS, VD:

1 crâne, ad., juin 1965, Grotte des Illanches, près du Marchairuz, VD.
Altitude 1430 m.

SPÉCIMENS SUISSES CONSERVÉS

Spécimens conservés (fin 1969)	28
Spécimens dont l'existence actuelle n'est pas confirmée	4
Total	32

Sur ce total, 12 n'ont pas d'indication de provenance, 20 sont de provenance connue.

Le matériel ostéologique conservé, extrêmement réduit, se compose de 7 crânes de provenance suisse.

MENSURATIONS

MENSURATIONS DES CRÂNES DE *F. silvestris* PROVENANT DE SUISSE ¹

Spécimen	Longueur totale (mm)	Largeur bizyg. (mm)	Volume crânien (cm ³)	Indice crânien
ad.; trouvé dans la Grotte des Illanches, près du Marchairuz, VD, en juin 1965 (A. Meylan)	95,5	68,5	40	2,36
♂ ad., 22-10-1958. Suchet VD (Musée d'Yverdon)	102	72	41	2,47
♂ ad. 1917, Montvoie s/Ocourt, BE (Musée d'Hist. nat. Bâle, n° 5514)	96	66	40	2,40
ad., 1882, Chevenez, BE (Musée d'Hist. nat. Berne, n° 505)	99	72	40	2,47
♀ ad., 1829, Delémont BE (Musée d'Hist. nat. Berne, n° 99)	94,5	65	39	2,42
ad. vers 1860, sans provenance, Vraisemblablement du Jura suisse. Coll. Bourgeois. (Musée d'Hist. nat. Berne, n° 1052)	94	68,5	35	2,68
♀ ad., 26-11-1969, Cornol, BE (Musée d'Hist. nat. Berne, n° 664/69)	92	63,5	(39-41)	(2,35-2,24)

¹ La rareté des crânes dans les collections résulte du fait que les taxidermistes naturalisent presque toujours le Chat sauvage avec son propre crâne, la gueule ouverte, pour lui donner un aspect plus « féroce ».

On obtient l'indice crânien selon la formule suivante:

$$\frac{\text{Longueur totale du crâne}}{\text{Capacité crânienne}} = \text{Indice crânien}$$

Pour la méthode, cf. SCHAUBENBERG (1969 b). Les spécimens adultes, dont l'indice est inférieur à 2,75 sont des *F. silvestris* authentiques; tous les crânes de chats dont l'indice est supérieur à 2,75 appartiennent à la forme domestique.

POIDS DES CHATS FORESTIERS CAPTURÉS EN SUISSE

Mâles:	Femelles:	Sexe indéterminé:
7,5 kg (SCHINZ, 1837)	18 livres (!) 1890	14 livres (ESCHER, 1692)
7,2 kg (ANONYME, 1886)	3,5 kg (M.-D., 1922)	8 kg (MÜHLBERG, 1887)
9 livres (ANONYME, 1896)	4,5 kg (M.-D., 1936)	5 kg (MATTHEY-DUPRAZ, 1917)
4 kg (MATTHEY-DUPRAZ, 1917)	6,660 kg (SÄGESSER, <i>in litt.</i> 18-12-69)	6 kg (M.-D.)
5 kg (M.-D., 1931)		16 livres (ANONYME, 1879)
4,750 kg (1933, Muséum Genève)		15 livres (ANONYME, 1915)
		3,5 kg (1922, M.-D.)
6,100 kg (22-10-1958, SERMET, <i>in litt.</i>)		3,9 kg (1923, M.-D.)
		3,5 kg (1930, M.-D.)
		8,5 kg (1906, M.-D., 1917)

ALTITUDES DES CAPTURES CONNUES DANS LE JURA:

1925	1 ♂, Fruitière de Bevaix, Neuchâtel	1.280 m.
1929	1 ♀, Bois du Four, Montagne de Cortaillod, NE	1.140 m.
1958	1 ♂, Pentes boisées du Suchet, VD	1.100 m.
1965	1 crâne, trouvé dans la grotte des Illanches, VD	1.430 m.

NOTES SUR LA BIOLOGIE DU CHAT FORESTIER

ÉCOLOGIE

L'écologie de *F. silvestris* en Suisse n'a fait l'objet d'aucune étude. La littérature nous apprend que quelques individus ont été pris dans des pièges, d'autres ont été tirés à proximité de terriers ou près de cavités dans les roches du Jura. L'un fut délogé d'un tronc creux de sapin; un adulte fut abattu alors qu'il visitait un poulailler en plein jour, le 27 juin 1925, près de Saint-Imier, Neuchâtel. Le 26 novembre 1969, une ♀, délogée d'un terrier qu'elle partageait avec un renard, fut tuée au lieu-dit « La Montoie », commune de Cornol, Berne (SÄGESSER, *in litt.*).

EMPREINTES

L'empreinte du Chat forestier a été figurée par BRODBECK (1962), qui l'a observée au Prévoux, près du Locle, Neuchâtel, en 1935. Il n'est pratiquement pas possible de distinguer l'empreinte des deux espèces de Chats. L'argument de la grandeur sensiblement supérieure chez *F. silvestris*, n'est valable que lorsqu'il s'agit d'un mâle adulte de très grande taille.

REPRODUCTION

Nous ne savons pratiquement rien sur la reproduction du Chat forestier en Suisse. Une femelle gestante contenant 3 foetus bien développés a été tuée en été 1883, près de Rheinfelden (FISCHER-SIGWART, 1904). Vers 1900, NARBEL a trouvé une portée de petits Chats sauvages dans le tronc d'un arbre, sur le Suchet. (NARBEL, 1901).

PROIES, RÉGIME ALIMENTAIRE

J'ai trouvé peu de renseignements relatifs aux proies de *F. silvestris* en Suisse. Vers la fin février 1891, un ouvrier agricole du bas Fricktal, Argovie, fut alerté par des cris. Un Chat sauvage venait de tuer un Lièvre adulte et le traînait en direction d'une forêt voisine. Armé d'un râteau, l'homme mit en fuite le félin. Le lièvre portait une profonde blessure sur la nuque (ANONYME, 1891). En novembre 1931, un Chat sauvage fut observé, poursuivant un Chevreuil adulte, près de la route, entre Gingins et Trélex, au pied du Jura vaudois (J. D. T., 1932). L'estomac d'un individu adulte, abattu au Mont Aubert, Vaud, le 9 novembre 1935, contenait des Mulots, dont 10 presque entiers (J. DE BEAUMONT, comm. pers.).

PRÉDATEURS

M a m m i f è r e s. Le Chat forestier compte peu de prédateurs. Parmi les mammifères, seul le Lynx l'attaque. Le Renard, en revanche, ne parvient guère à le vaincre. MÜLLER-USING (1957) rapporte l'observation d'un garde-chasse, témoin durant une dizaine de minutes d'un combat acharné entre un Chat forestier et une femelle de Renard qui défendait l'accès à son terrier, où se trouvaient ses petits. Je n'ai connaissance d'aucune observation de prédation du Renard sur *F. silvestris*. Le contenu stomacal du Renard révèle parfois des restes du Chat domestique, mais il n'est pas établi si les Renards examinés ont dévoré des cadavres de Chats, ou, au contraire, s'ils ont tué eux-mêmes leurs proies. La présence de Chats dans les estomacs de Renards est d'ailleurs exceptionnelle. Sur 447 estomacs examinés, MUNTHE-KAAS (1962) a dénombré 8 fois des restes de chat domestique en Norvège, et WAGNER (1960) signale 2 cas en Autriche.

Oiseaux. L'Aigle royal *Aquila chrysaetos* (L.) et le Grand-Duc *Bubo bubo* (L.) peuvent être considérés comme des prédateurs occasionnels du Chat forestier en Europe occidentale. Plusieurs attaques de l'Aigle contre le Chat forestier ont été observées en Écosse. GORDON (1927) relate qu'en 1924, un Aigle a tenté à plusieurs reprises de s'emparer d'un Chat, dans un terrain rocailleux de la forêt d'Ardberikie. Le même auteur relate le témoignage d'un chasseur qui a relevé des traces de combat entre un Aigle et un Chat sauvage. Des plumes et du sang marquaient la neige. Le Chat, qui s'était réfugié sous un amoncellement de roches, distant de 1 km du théâtre du combat, a été abattu par M. Mac Donald. Quelques jours plus tard, le cadavre de l'Aigle a été trouvé sur le Mont Blaven, Skye. L'oiseau avait vraisemblablement succombé aux blessures profondes qu'il portait au cou. GORDON considère l'Aigle comme un amateur de Chats domestiques et signale qu'un couple de ce rapace emportait des Chats à leur aire, sise sur l'une des îles Hébrides. Il est possible, ajoute l'auteur, que l'Aigle capture de temps à autre un Chat sauvage. Le Chat forestier, jeune ou adulte, figure donc vraisemblablement parmi les proies de l'Aigle royal. Le Chat adulte oppose sans doute une résistance acharnée au rapace, comme l'indique la note suivante: Un Aigle, offert au Royal Scottish Museum, en 1949, est mort au cours d'un combat, observé par Sir P. CHRISTISON (1949). En janvier 1909, un Chat sauvage occupé à dévorer un Lièvre blanc, attaqua un Aigle venu se poser à quelque distance de lui. Une lutte s'engagea et l'Aigle prit son envol en emportant le Chat dans ses serres. Lorsque le rapace atteignit l'altitude de 1500 à 2000 pieds, le Chat se détacha et alla s'écraser sur les rochers. Le jour suivant, Christison trouva l'Aigle à 3 milles de là, incapable de se mouvoir. Il portait une terrible blessure à une cuisse et des viscères pendaient de la cavité abdominale.

En Suisse, nous manquons de renseignements relatifs à la prédation de l'Aigle sur les Chats. Ce rapace habite les Alpes où les Marmottes constituent la part principale de son régime alimentaire. Autrefois l'Aigle royal habitait le Jura, où la Marmotte n'existe pas. Le Chat forestier, en revanche y était présent. Nous disposons, à ce propos, de l'observation suivante, que nous devons à VON BURG (1901 b). En 1870, le Dr F. KINKELIN a découvert un amas d'os au lieu-dit « La Stelli », dans le Jura, au-dessus d'Olten, Soleure. Datant probablement d'un siècle, au moment de leur découverte, ces restes comprenaient 16 espèces de vertébrés, dont le Chat était numériquement le principal. RUTIMEYER (1870) in FISCHER-SIGWART (1892) a dénombré une douzaine de chats. Le lièvre se trouve au second rang. L'emplacement de ces débris, au pied d'une paroi rocheuse, permet de les attribuer à l'Aigle, dont une aire se trouvait sur une corniche de la paroi.

Ces os, remis au Musée d'Aarau, en 1891, ont malheureusement été perdus lors du déménagement des collections, en 1922 (Dr W. SCHMID, *in litt.*). Il eut été intéressant d'établir s'il s'agissait de *F. silvestris*, ou de chats domestiques.

Le Hibou Grand-duc capture des Chats lorsqu'il en a l'occasion. Une note (ANONYME, 1907 a) nous apprend que dans un hameau du Val di Vedro, au-dessus d'Iselle, sur le versant italien du Simplon, 16 chats domestiques ont disparu successivement. Les habitants croyaient à la présence de Loups, jusqu'au jour où des ouvriers trouvèrent les restes des chats dans une vieille grange à foin. Ils ne tardèrent pas à voir un couple de Grands-Ducs s'envoler en direction de la forêt. Un Hibou peut donc fort bien capturer un petit Félidé et s'attaquer avec succès au Chat forestier. Les jeunes deviennent parfois la proie d'autres oiseaux. LESCUYER (1878) signale la présence d'un petit Chat sauvage, le 26 mai 1873, sur une aire de Milan royal, occupée par trois jeunes.

INTRODUCTION DANS LES ALPES

Un certain nombre de Chats sauvages, de sexe indéterminé, pris au piège près de Dijon, Côte d'Or, France, ont été lâchés sur les pentes sud du Brienergrat, dans la réserve de l'Augstmatthorn, sur la rive septentrionale du lac de Brienz, Berne, en 1962. En octobre 1963, 2 autres individus de sexe inconnu ont été lâchés dans la même région. On a relevé des empreintes dans la neige fraîche, à 1500 m d'altitude, au début de l'été 1963, et une nouvelle fois à la fin de la même année, dans la haute montagne (HERREN, 1964). Je doute que cette introduction de Chats forestiers de plaine dans ce milieu obtienne le succès désiré, en raison des conditions écologiques particulières. Selon HERREN, l'Inspecteur cantonal de la Chasse, de Berne, aurait préféré lâcher ces Chats dans la vallée du Doubs. HAINARD (1969) signale qu'un individu avait élu domicile dans un tunnel de la voie ferrée du Briener Rothorn, où le mécanicien d'une locomotive l'aurait montré à l'Inspecteur de la Chasse. Dans sa liste des Mammifères de la Suisse, MEYLAN (1966) mentionne: « Introduit récemment dans les Alpes ». Cela définit mieux l'opération que le titre de « Versuch einer Wiedereinbürgerung », donné par HERREN à son travail. L'espèce n'ayant jamais disparu des forêts jurassiennes, l'opportunité d'introductions ou de « réintroductions » de ce genre reste sujette à caution.

LE CHAT DOMESTIQUE FÉRAL

Le Chat domestique s'est propagé partout, depuis son introduction en Suisse par les Légions romaines. Le mâle, vagabond, déserte fréquemment son territoire habituel et de nombreux chats vivent durant toute la belle saison loin des villages. Dans les montagnes, le Chat domestique occupe les chalets, granges et étables, le plus souvent vacants pendant une bonne partie de l'année. Là, le Chat reproduit et élève ses petits à l'abri des interférences humaines, constituant des populations farouches, sauvages et indépendantes de l'homme, qui vivent exclusivement de

la chasse. Le phénotype « sauvage » de *F. libyca* prédomine localement; les Chats ressemblent alors au véritable Chat forestier. Ces individus, rencontrés furtivement en pleine nature, sont fréquemment pris pour *F. silvestris*, en particulier dans les régions où cette espèce est très rare ou inexistante. Dans les pays où le Chat forestier est commun (Lorraine, Bourgogne), les campagnards distinguent parfaitement les deux espèces.

GESSNER (1556) a publié une bonne description de *F. silvestris*, en précisant la présence d'une raie dorsale noire unique. Plus tard, RÖMER et SCHINZ (1809) ont, selon toute évidence, confondu le Chat domestique avec le Chat forestier, leur description faisant état de 3 bandes longitudinales noires sur le dos. Ces auteurs écrivent néanmoins: « Es ist jedoch gewiss dass sehr oft verwilderte Hauskatzen von Unkundigen für echte Wilde Katzen angesehen werden ». En 1819, l'auteur anonyme de l'Almanach Helvétique, constate à son tour: « Zu bemerken ist indessen dass sehr oft verwilderte von zahmen Hauskatzen abstammenden für wilde Katzen angesehen werden ». NARBEL (1901) considérait « très difficile de distinguer le vrai Chat sauvage du domestique redevenu sauvage ». MATTHEY-DUPRAZ (1917) écrivait: « Dans nos forêts on rencontre assez souvent des chats marrons ayant abandonné la société de l'homme et vivant complètement indépendants... Très souvent une chatte met bas en forêt, y élève sa nichée; ses jeunes, nés et grandis en liberté, continuent à vivre du produit de leurs chasses; ce sont de faux chats sauvages, ayant très souvent un pelage rappelant de très près celui du vrai chat sauvage ».

Tous les chats pris en Valais sont des domestiques, confondus par des auteurs avec le Chat forestier. FARQUET (1929) écrit à ce sujet: « Les chats domestiques rôdant dans les forêts des environs sont assez fréquents. Le 16 décembre 1928, nous avons vu au pied du Mont d'Ottan, dans une hêtraie à gros blocs, un chat ressemblant beaucoup à l'animal sauvage ». Un mâle adulte, tiré au-dessus de Salvan, en février 1910, a été acheté par le taxidermiste GHIDINI, qui le considérait comme un *F. silvestris* (LAVAUDEN, 1930). Ce spécimen est conservé au Muséum de Genève. D'autres chats domestiques tués en Valais ont fait l'objet de déterminations erronées, dont 1 tué en 1916, près de Saxon et 1 abattu en 1941, dans le Val d'Hérens.

Le Muséum de Genève possède un spécimen, tué au Col de la Croix, sur Villars, Vaud, le 16-11-1949, et deux autres provenant de Haute-Savoie (Salève et Chamonix), France. Plusieurs Chats domestiques des Alpes bernoises, ont été mentionnés dans la littérature comme étant des Chats sauvages; quelques spécimens sont conservés (1, de Saanen, 1877, au Musée d'Histoire naturelle de Berne; 1 du Gasterntal, près de Kandersteg, été 1905, monté, chez M. R. HAURI, à Längenbühl BE).

Au Tessin, où *F. silvestris* n'existe pas, des Chats domestiques, pris en forêt, ont d'abord été identifiés comme Chats sauvages. Un mâle adulte, pesant

6 kg, a été abattu dans les gorges de Comologno, dans la vallée d'Onsernone, en 1965. Il est conservé au Musée cantonal d'Histoire naturelle, à Lugano (WITZIG, 1965). D'après le même auteur, un Chat domestique semblable a été tiré quelques années auparavant, dans le Val Maggia, près de Someo, par un garde-chasse.

La liste ci-dessous résume les captures et les observations de Chats domestiques ressemblant au Chat forestier, ou ayant fait l'objet d'identifications erronées. La prudence s'impose donc lors de captures ou d'observations de Chats dans les Alpes; il est conseillé de s'abstenir de conclusions hâtives, avant l'identification précise des spécimens.

LISTE DES CAPTURES DE CHATS DOMESTIQUES RESSEMBLANT AU CHAT FORESTIER,
OU CONFONDUS AVEC *F. silvestris* PAR LES AUTEURS

1877	« hiver »	1 individu, Saarnen, Berne, (Crâne au Musée de Berne).
1890		1 individu, Moléson, Fribourg (MUSY, 1891, ne peut se prononcer sur son identité).
1899	(6.1.)	1 individu, brun-noir foncé, près du village d'Yvorne.
1900	(9.10.)	1 mâle de 10 livres, au « Staad », dans les taillis bordant la Sarine, Berne.
1905	(été)	1 individu, pris au piège, au Gasterntal, Berne (R. HAURI, <i>in litt.</i>).
1910	(février)	1 mâle, au-dessus de Salvan, Valais, (Muséum de Genève 742/7).
1910	(avril)	1 individu, gorges du Triège, entre Finhaut et les Marécottes, Valais, (LAVAUDEN, 1930). L'indication de LAVAUDEN: « acheté par GHIDINI », laisse supposer qu'il s'agit du même individu que ci-dessus.
1911		1 individu près de Laufen, Berne (Crâne au Musée de Berne), BAUMANN, 1949.
1916	(septembre)	1 individu, Saxon, Valais. Ressemblait à un chat sauvage, mais fut reconnu par le préparateur Diebold, d'Aarau, comme un chat domestique.
1926	(16.12.)	1 individu, du type « sauvage » vu au pied du Mont d'Ottan, Valais (FARQUET, 1929).
1934-35	(« hiver »)	2 Chats à coloration « sauvage », queue pointue, à la « Rocheta », district du Locle, à 3 km. de la station des Ponts-de-Martel, Neuchâtel (M.-D.).
1941	(octobre)	1 individu, Val d'Hérens, entre Vex et les Mayens de Sion (4h. du matin), (HAENNI, <i>in litt.</i> , 3.6.1965).

- | | | |
|------|-----------|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1949 | (16.11.) | 1 individu, Col de la Croix, Villars, Vaud. (Muséum de Genève 892/71). |
| 1950 | (?) | 1 mâle, près de Someo, Val Maggia, Tessin, près de 10 kg(!) WITZIG, 1965. |
| 1965 | (automne) | 1 mâle, gorges de Comologno, vallée d'Onsernone, Tessin, env. 6 kg, (Musée de Lugano) (WITZIG, 1965). |
| 1965 | (31.12.) | 1 mâle (8-9 kg), Forêt de l'Eschenberg, vallée de la Töss, près Winterthour, Zurich, (SCHNITTER, <i>in litt.</i>). |

RÉSUMÉ

L'auteur définit la situation passée et présente du Chat forestier en Suisse. Une étude de la littérature a permis l'établissement de sa distribution primitive et de suivre sa régression. Un inventaire des spécimens conservés dans les musées suisses a été établi d'après une enquête effectuée en 1968. Certains aspects écologiques et biologiques sont évoqués et des erreurs relatives à l'existence supposée de l'espèce dans les Alpes sont corrigées.

ZUSAMMENFASSUNG

Der ehemalige und heutige Stand der Wildkatze in der Schweiz wird auf Grund eines eingehenden Studiums der Literatur festgelegt. Als Ergebnis einer, im Januar 1968 ausgeführten Rundfrage, wird ein Inventar des, aus der Schweiz stammenden, Wildkatzenmaterials zusammengestellt. Einige Aspekte der Ökologie und Biologie der Wildkatze werden geschildert und in der Literatur wiederholt angeführte irrtümliche Daten über das Vorkommen dieser Art in den Alpen sind überprüft worden.

SUMMARY

The past and present status of the Wild Cat in Switzerland is defined. An exhaustive review of the literature has enabled the author to retrace the former distribution and the subsequent regression of this species. An inventory of the preserved material from Switzerland has been established. Some notes on the ecology and biology of the Wild Cat are reported, and errors in connexion with its supposed existence in the Swiss Alps are corrected.

BIBLIOGRAPHIE

- AMRHEIN, W. 1907. *Wildkatze*. Diana 25: 6.
- ANONYME. 1804. *Kurze geographische Darstellung des Kantons Luzern*. Helvet. Almanach. Zurich, 216 pp.
- 1819. *Umriss zur Geographie, Topographie und Statistik des Kantons Bern*. Helvet. Almanach, Zurich, 259 pp.
- 1827. *Chats sauvages*. Journal de Genève, 22 avril 1827.
- 1879. *Le Chat sauvage*. Le Rameau de Sapin, Neuchâtel 13: 11.
- 1883a. *Les Bans de chasse dans le canton de Berne*. Diana 1: 4-6.
- 1883b. *Destruction des nuisibles aux Grisons en 1882*. Diana 1: 8.
- 1885. *Chat et Lièvre*. Diana 2: 76.
- 1886a. *Jagdstatistisches und Jagdliches aus Graubünden*. Diana 3: 88-91.
- 1886b. *Chats sauvages*. Diana 3: 99.
- 1889a. *Cæuvre*. Diana 7: 7.
- 1889b. *Un braconnier autorisé*. Diana 7: 122.
- 1890a. *Die Jagd im Frickthal*. Diana 8: 131.
- 1890b. *Fribourg*. Diana 8: 135.
- 1891. *Korrespondenz aus dem Unteren Frickthal*. Diana 9: 10.
- 1892a. *Aargau*. Diana 10: 1892: 150.
- 1892b. *Argovie, Statistique de chasse*. Diana 10. 1892: 166.
- 1893. *Chat sauvage*. Diana 10: 235.
- 1894. *Chats*. Diana 12: 287.
- 1895. (*Sans titre*). Diana 13: 40.
- 1903a. *Schaffhouse, Statistique du gibier*. Diana 21: 33.
- 1903b. *Grisons. Statistique officielle de la chasse*. Diana 21: 57.
- 1907a. *Wallis*. Diana 25: 41.
- 1907b. *Neuchâtel*. Diana 25: 58.
- 1908. *Aussterbende Tiere der Schweiz*. Diana 26: 4-7.
- 1913. *Wildkatze*. Diana 31: 182.
- 1915. (*Sans titre*). Diana 33: 109.
- 1924. *Chats sauvages*. Diana 42: 72.
- 1930. *Genève*. Diana 48: 144.
- 1932. *Le Chat sauvage dans le Jura*. Diana 50: 33.
- 1933a. (*Sans titre*). Diana 51: 106.
- 1934. *Canton de Berne. Statistique de la chasse*. Diana 52: 150.
- 1948. *Forêts, Chasse et Pêche*. 150 pp. Services de l'Etat, Neuchâtel.
- BALAR, J. VON. 1806. *Topographische Beschreibung der Landschaft Davos*. Der Neue Sammler, Chur 2: 1-68.
- BALLY, E. jun. 1908. *Höhlenfunde im sogenannten Käsloch bei Winznau, Kt. Solothurn*. Anz. f. Schweiz. Altertumskunde. NF 10: 1-12.
- BAUMANN, F. 1949. *Die freilebenden Säugetiere der Schweiz*. H. Huber, Bern, 492 pp.
- BLANCHET, R. 1843. *Essai sur l'Histoire naturelle des environs de Vevey*. Michod, Vevey.
- BONANOMI, J. 1857. *Tableau des Vertébrés du Val de Delémont, classés d'après Cuvier*. Coup d'œil sur les Trav. Soc. Jurass. d'Emulation, Porrentruy, 1857: 171-173.
- BRÄNDLI, A. Dr. 1906. *Bestand des Bezirks Hinterrhein, (Graubünden)*. Diana 24: 159.

- BRIDEL, PH. 1820. *Essai statistique sur le canton du Valais*. Orell-Füssli Co. Zürich, 364 pp.
- BRODBECK, E. 1962. *Pistes et Empreintes d'Animaux*. La Baconnière, Neuchâtel, 77 pp.
- BRONNER, X. 1844. *Der Kanton Aargau*. Gemälde der Schweiz. Huber, St-Gallen, 2 vol. 523 et 420 pp.
- BRÜGGER, PROF. 1874. *Naturgeschichtliche Beiträge zur Kenntnis der Umgebung von Chur*. Chur, 162 pp.
- BRUNIES, S. 1920. *Der Schweizerische Nationalpark*. 4. Aufl. 320 pp., B. Schwabe & Co. Basel.
- BURCKHARDT, L. A. 1841. *Der Kanton Basel*. Gemälde der Schweiz. Huber & Co., St-Gallen, 300 pp.
- BURG, O. VON. 1901a. *Wildkatzen*. Oltener Tagblatt., Olten, n° 232, 4-10-1901.
— 1901b. *Aus dem Kanton Solothurn*. Diana 19: 138-140.
— 1909. *Die Säugetiere des Engadins, Puschlavs, Bergells u. Münstertales*. Der Weidmann, Olten, 1909: 1-6.
— 1913. *Wirbeltierfauna von Eptingen, (Kt. Baselland)*. Diana 31: 1-17.
- BUSINGER, A. 1836. *Der Kanton Unterwalden*. Gemälde der Schweiz. Huber & Co., St-Gallen, 199 pp.
- CAMPELL, U. 1900. *Topographie von Graubünden*. 3. u- 4. Nachtrag : Beilage zum Jahreshaft d. Naturforsch. Gesell. Graubündens. NF 42-44: 1-120.
- CHRISTISON, P. 1949. *Golden Eagle versus Wild Cat*. Scott. Nat., Edinburgh 61: 121-122.
- COM. ET SC. AU PARC NATIONAL SUISSE, 1966. *A travers le Parc National Suisse*. Berne, 256 pp.
- CORTI, U. A. 1954. *Die Säugetierfauna der Schweizer Alpen*. Ber. Naturf. Ges. Uri, Altdorf 7: 16-25.
- COULON, M. 1879. *Capture d'un chat sauvage à Voëns*. Bull. Soc. Sc. nat. Neuchâtel 11: 431.
- DANEGGER, E. A. 1959. *Osteologische Untersuchungen der Tierknochenreste aus der Grabung 1952 im Pfahlbau Burgäschisee-Süd*. Mitt. naturf. Ges. Bern. NF 18: 1-34.
- DELUZE, J.-J. 1896. *Petite Chronique morgienne*. Diana 14: 17-18.
- DERIAZ, E. 1934. *Statistique du gibier tué en 1933*. Diana 52: 91-93.
- DOTTRENS, E. 1958. *Faunes et Réserves naturelles*, in *Genève, le pays et les Hommes*. Soc. de Géographie de Genève, pp. 127-139.
- DUBOIS, A. et H. G. STEHLIN, 1932. *La Grotte de Cotencher, station moustérienne*. 1^{re} partie. Mém. Soc. Paléont. Suisse, Bâle 52: 1-178.
— 1933. *La Grotte de Cotencher, station moustérienne*. Mém. Soc. Paléont. Suisse 53: 179-292.
- E. 1907. *Unterwalden*. Diana 25: 26.
- ESCHER, H. E. 1692. *Beschreibung des Zurich-Sees*. R. Simmler, Zurich, 416 pp.
- EYNARD, E. 1889. *Aperçu historique de la chasse : Espèces qui disparaissent graduellement*. Diana 7: 75.
- FARQUET, PH. 1929. *Mélanges zoologiques*. Bull. Murithienne, Sion 46: 63-69.
- FATIO, V. 1869. *Faune des Vertébrés de la Suisse*. Vol. 1. *Histoire naturelle des Mammifères*. Georg, Genève, 410 pp.
— 1884. *Chat et Lièvre*. Diana 2: 76.
— 1885. *Communication sur trois captures intéressantes faites en 1884*. Arch. Sc. phys. nat., Genève 13: 74-75.

- FISCHER-SIGWART, H. 1892a. *Das Gebirge, ein Rückzugsgebiet für die Thierwelt.* H. R. Sauerländer, Aarau, 84 pp.
- 1892b. *Jagdliches und biologisches über schweizer Haarwild.* Diana 10: 53.
- 1904. *Katalog der Sammlung ausgestopfter Tiere im Museum zu Zofingen.* Zofingen. 70 pp.
- FRANCINI, S. 1835. *Der Kanton Tessin.* Gemälde der Schweiz. Huber & Co. St-Gallen, 436 pp.
- GALLI-VALERIO, B. 1927. *Notes sur la distribution géographique des Vertébrés dans les Alpes valaisannes.* Bull. Murithienne, Sion 44: 94-123.
- GERBER, E. 1940. *Die Säugetierreste aus dem Pfahlbau Port bei Nidau.* in O. TSCHUMI, *Die Ur- und Frühgeschichtliche Fundstelle von Port im Amt Nidau* (Kt. Bern): 65-78, Biel.
- GESSNER, C. 1563. *Thierbuch, das ist eine kurtze Beschreybung aller vierfüssiger Thiere...* C. Froschover, Zurich, 172 f.f. (1^{re} édition: 1555).
- GOELDI, E. A. 1914. *Die Tierwelt der Schweiz in der Gegenwart und in der Vergangenheit. Bd. 1. Wirbeltiere,* 654 pp. A. Francke, Bern.
- GORDON, S. 1927. *Days with the Golden Eagle.* Williams & Norgate, Ltd. London.
- HAINARD, R. 1961. *Les Mammifères sauvages d'Europe.* 2 vol. 2^e édit. Delachaux & Niestlé, Neuchâtel.
- 1958. *A propos du Chat sauvage et des carnassiers en général.* Protection de la Nature, Bâle 24: 82-86.
- 1969. *La réintroduction des grands mammifères.* Le Courrier de la Nature, Paris n° 10: 49-54.
- HALTENORTH, T. 1953. *Die Wildkatzen der Alten Welt.* 166 pp. 117 pl. Geest & Portig, Leipzig.
- HARPER, F. 1945. *Extinct and Vanishing Mammals of the Old World.* Amer. Comm. for Int. Wildlife Protection. Spec. Publ. N. Y. 850 pp.
- HARTMANN, G. L. 1808. *Versuch einer Beschreibung des Bodensees.* Huber & Co., St-Gallen, 172 pp.
- HEER, O. 1846. *Der Kanton Glarus.* Gemälde der Schweiz. Huber & Co. St-Gallen, 665 pp.
- HERREN, H. 1964. *Die Wildkatze -Versuch einer Wiedereinbürgerung.* Schweizer Naturschutz, Basel 30: 69-70.
- HESCHELER, K. 1907. *Die Tierreste im Kesslerloch bei Thayngen.* N. Denkschr. Schw. Naturf. Ges. 43: 61-154.
- 1920. *Beiträge zur Kenntniss der Pfahlbautenfauna des Neolithikums (Die Fauna der Pfahlbauten im Wauwylersee)* Vierteljahrschr. Naturf. Ges. Zurich 65: 248-322.
- 1924. *Die Tierwelt der Schweizerischen Pfahlbauten.* Mitt. Antiqu. Ges. Zurich 29: 242-252.
- 1930. *Aus der Vorgeschichte der Säugetiere der Schweiz.* Jahrb. d. St-Gallen, Naturwiss. Ges., St-Gallen 65: 17-46.
- 1933. *Die Fauna der neolithischen Pfahlbauten der Schweiz und des deutschen Bodenseegebietes nach neueren Forschungen.* Vierteljahrsschr. naturforsch. Ges. Zurich 78: 198-231.
- UND J. RUEGER. 1939. *Die Wirbeltierreste aus dem neolithischen Pfahlbaudorf Egozwil 2 (Wauwylersee) nach den Grabungen von 1932 bis 1934.* Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zurich 84: 307-330.

- HESCHELER, 1940. *Die Wirbelthierreste aus den Pfahlbauten des Baldeggersees nach den Grabungen von 1938 und 1939*. Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zurich 85: 59-70.
- HESS, A. 1920. *Die Wildkatze*. Der Schweizerjäger, Kaltbrunn. 5; (13): 116-118; (14): 125-126; (15): 133-134.
- IM THURM, E. 1840. *Der Kanton Schaffhausen*. Gemälde der Schweiz. Huber & Co. St-Gallen, 172 pp.
- J. D. T. 1932. *Une observation de chat sauvage*. Diana 50: 69.
- KELLER, R. 1928. *Die Säugetiere der Lokalfauna von Winterthur im Wandel der Zeiten*. Mitt. naturwiss. Ges. Winterthur 17/18: 181-233.
- KONIG, F. R. 1814. *Reise in den Alpen*. König, Berne, 150 pp.
- KUHN, E. 1932. *Beiträge zur Kenntniss der Säugetierfauna der Schweiz seit dem Neolithikum*. Rev. suisse Zool. 39: 531-768.
- 1935. *Die Fauna des Pfahlbaues Obermeilen am Zürichsee*. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich 80: 241-330.
- KURTÉN, B. 1965. *On the evolution of the European Wild Cat, Felis silvestris* Schr., Acta Zool. Fennica. Helsinki 111: 1-29.
- LAFOND, E. J. 1925. *Un hôte rare, le Chat sauvage*. Bull. Soc. Zool. Genève 3: 32-33.
- LARSEN, H. 1923. (*Sans titre*). Diana 41: 88.
- LAVAUDEN, L. 1930. *Essai sur l'Histoire naturelle du Lynx*. Allier et fils, Grenoble, 108 pp.
- LEHMANN, E. VON. 1963. *Die Säugetiere des Fürstentums Liechtenstein*. Jahrb. d. Hist. Vereins f. das Fürstentum Liechtenstein 62: 159-362.
- LESCUYER, M. F. 1878. *Architecture des Nids*. 222 pp. J. B. Baillière & Fils. Paris.
- LUSSER, K. F. 1834. *Der Kanton Uri*. Gemälde der Schweiz. Huber & Co. St-Gallen, 127 pp.
- MATTHEY-DUPRAZ, A. 1917. *Le Chat sauvage dans le Jura*. Le Rameau de Sapin, Neuchâtel. 2^e série. 1: 25-29; 33-36; 45-46.
- 1918. 2: 29-30; 33-35.
- 1930. 14: 9-10.
- 1932. 16: 3-4.
- 1935. 19: 38-40.
- 1937. 21: 4-5.
- 1940. 24: 37-38.
- MEYER VON KNONAU, G. 1835. *Der Kanton Schwyz*. Gemälde der Schweiz. Huber & Co. St-Gallen, 335 pp.
- 1844. *Der Kanton Zürich*. Gemälde der Schweiz. Huber & Co. St-Gallen, 2 vol. 375 et 567 pp.
- MEYLAN, A. 1966. *Liste des Mammifères de Suisse*. Bull. Soc. Vaud. Sc. nat. Lausanne 69: 233-245.
- MEYLAN, C. 1964. *Aperçu sur les Vertébrés de la vallée de Joux*. Protection de la Nature, Bâle 30: 141-143.
- MORTILLET, G. 1854. *Catalogue des Mammifères de Genève et des Environs*. Bull. Inst. nat. genevois. Genève 1: 109-116.
- MÜHLBERG, PROF. 1887. *Ausgestorbene und aussterbende Thiere*. Jahresber. d. St-Gall. naturw. Ges., St-Gallen. 1885/86 (1887): 284-320.
- MULLER-USING, D. 1957. *Kampf zwischen Fuchs und Wildkatze*. Wild und Hund., Hamburg 60 (7): 133.

- MUNTHE-KAAS, L. 1962. *The Red Fox in Norway. II. Papers of the Norwegian State Research Institute, Orlanger, 2. Ser. (12) 79 pp.*
- MUSY, M. 1891. *Le Canton de Fribourg. Esquisse d'Histoire naturelle. Fragnière, Fribourg, 31 pp.*
- 1898. *Essai sur la chasse aux siècles passés, sur l'appauvrissement de la faune fribourgeoise. Bull. Soc. fribourg. Sc. nat., Fribourg 1898: 35-82.*
- NARBEL, P. 1901. *Contribution à l'étude de la Faune des Mammifères du Canton de Vaud. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., Lausanne 37: 99-125.*
- NUESCH, J. 1896. *Das Schweizerbild, eine Niederlassung aus palaeolithischer und neolithischer Zeit. N. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. 35: 1-368.*
- PAVESI, P. 1873. *Materiali per una Fauna del Cantone Ticino. Atti della Soc. italiana di Scienze naturali 16: 1-33.*
- PESTALOZZI, TH. 1883. *Das Thierleben der Landschaft Davos. Verlag H. Richter, Davos, 56 pp.*
- PFYFFER, K. 1858. *Der Kanton Luzern. Gemälde der Schweiz. Huber & Co. Luzern, 2 vol. 411 et 384 pp.*
- PITTARD, E. 1896. *Sur la distribution géographique des Mammifères en Suisse. Le Globe, Genève 35: 131-145.*
- 1897. *Notes sur la Faune des Vertébrés du Mont Salève. Le Globe, Genève 36: 127-148.*
- PITTIER, H. et M. F. WARD, 1886. *Contributions à l'Histoire naturelle du Pays d'Enhaut vaudois. II. Vertébrés. Bull. Soc. vaud. Sc. nat. Lausanne 21: 111-122.*
- PLESSIS, G. DU, et J. COMBE. 1869. *Faune des Vertébrés du District d'Orbe. Bull. Soc. vaud. Sc. nat., Lausanne 10: 43-50.*
- PONCY, R. 1917. *Au bon vieux temps. Diana 35: 88-89.*
- PUPIKOFER, J. A. 1837. *Der Kanton Thurgau. Gemälde der Schweiz. Huber & Co. St-Gallen, 359 pp.*
- QUIQUEREZ, A. 1875. *Disparition du Gibier. Le Rameau de Sapin, Neuchâtel 9: 9-10.*
- RAZOUKOWSKY, G. 1789. *Histoire naturelle du Jorat et de ses Environs. Maurer, Lausanne. Tome 1^{er}, 322 pp.*
- REVERDIN, L. 1930. *La faune néolithique de la station de Port-Conty (St-Aubin, Neuchâtel) d'après le matériel recueilli. C. R. Soc. Phys. et Hist. nat., Genève 47: 83-86.*
- REVERDIN, L. 1932. *Sur la faune du néolithique moyen et récent de la station d'Auvernier, Neuchâtel. C. R. Soc. Phys. et Hist. nat. Genève 49: 101-105.*
- RÖDER, G. und P. C. VON TSCHARNER. 1838. *Der Kanton Graubünden. Gemälde der Schweiz. Huber & Co. St-Gallen, 381 pp.*
- RÖMER, J. J. und H. R. SCHINZ. 1809. *Naturgeschichte der in der Schweiz einheimischen Säugetiere. H. Gesner, Zürich, 531 pp.*
- RÜSCH, G. 1835. *Der Kanton Appenzell. Gemälde der Schweiz. Huber & Co. St-Gallen, 249 pp.*
- RÜTIMEYER, L. 1862. *Die Fauna der Pfahlbauten in der Schweiz. N. Mém. Soc. helvétique Sc. nat. 19: 1-248.*
- SCHAUENBERG, P. 1969a. *Le Lynx Lynx lynx (L.) en Suisse et dans les pays voisins. Rev. suisse Zool. 76: 257-287.*
- 1969b. *L'identification du Chat forestier d'Europe Felis s. silvestris Schreber 1777 par une méthode ostéométrique. Rev. suisse Zool. 76: 433-441.*
- SCHINZ, H. R. 1837. *Fauna Helvetica. N. Denkschrift d. Allg. Nat. Ges. Zürich.*

- SCHINZ, H. 1842. *Der Kanton Zürich. Gemälde der Schweiz*. Huber & Co. St-Gallen, 401 pp.
- SCHNIDER VON WARTENSEE, J. X. 1782. *Geschichte der Entlibucher*. J. A. Salzmann, Lucerne. 2 vol.
- SEILER, A. 1847. *Übersicht der im Canton Schaffhausen vorkommenden Thiere*. Verhandl. d. Schweiz. naturforsch. Ges. Schaffhausen 32: 160-175.
- STAUB, B. 1864. *Der Kanton Zug*. Elsener, Zug, 69 pp.
- STEHLIN, H. G. 1918a. *Die Säugetierreste aus der Höhle am Schlossfelsen von Birseck*. N. Mém. Soc. Helv. Sc. nat. 54: 156-173.
- 1918b. *Die Säugetierreste aus der Höhle am Schlossfelsen von Thierstein, bei Büsserach*. N. Mém. Soc. Helv. Sc. nat. 54: 215-227.
- 1918c. *Die Säugetierreste aus der Höhle bei Soyhières*. N. Mém. Soc. Helv. Sc. nat. 54: 245.
- 1930. *Der neolithische Pfahlbau Thun. Säugetierreste*. Mitt. d. Bern. Naturf. Ges. 1930: 20-23.
- STEINMÜLLER, J. R. 1821. *Anmerkungen und Zusätze zu J. J. Römers und H. R. Schinzens Naturgeschichte der in der Schweiz einheimischen Säugethiere*. Neue Alpina, Winterthur 1: 348-413.
- STUDER, TH. 1833. *Die Thierwelt in den Pfahlbauten des Bielersee's*. Mitt. d. naturf. Ges. Bern. 1833: 17-115.
- THEOBALD, G. 1861. *Das Bündner Oberland*. Chur, 33 pp.
- THUNNER, J. J. 1809. *Kurze geographische und Statistische Darstellung des Kantons Glarus*. Helvetischer Almanach 1809. Orell-Füssli, Zurich, 207 pp.
- TROYON, C. 1854. *Colline de Sacrifices de Chavannes sur le Veyron*. Archaeologia 35: 396-408.
- TSCHUDI, F. VON. 1853. *Das Thierleben der Alpenwelt*. Leipzig, 590 pp.
- VOGEL, R. 1933. *Die Tierreste aus den Pfahlbauten des Bodensees*. Zoologica, Stuttgart 82: 1-109.
- VUILLEMIN, L. 1847. *Der Kanton Waadt. Gemälde der Schweiz*. Huber & Co. St-Gallen, 347 pp.
- WAGNER, H. 1960. *Ja es wissens die Herren, er übet jeglicher Frevel*. Sankt-Hubertus, Wien 46 (11): 162-164.
- WAGNER, J. J. 1680. *Historia naturalis Helvetiae curiosa...* J. J. Heur. Zurich.
- WITZIG, A. 1965. *Gatto domestico inselvatichito e gatto selvatico*. Il Nostro Paese, Lugano 13: 1243-1248, 4 photos.
- ZOLLINGER, H. 1946. *Die Wildkatze in der Schweiz ausgestorben?* Der Schweizerjäger, Kaltbrunn 31: 109-111, 117-119, 125-127.
- 1959. *Die Wildkatze in der Schweiz ausgestorben?* Schweizer Naturschutz, Basel 25: 130-136.
- ZW. 1960. *Die letzten Wildkatzen in der Schweiz*. Die Pirsch, München 12: 799.

PLANCHE

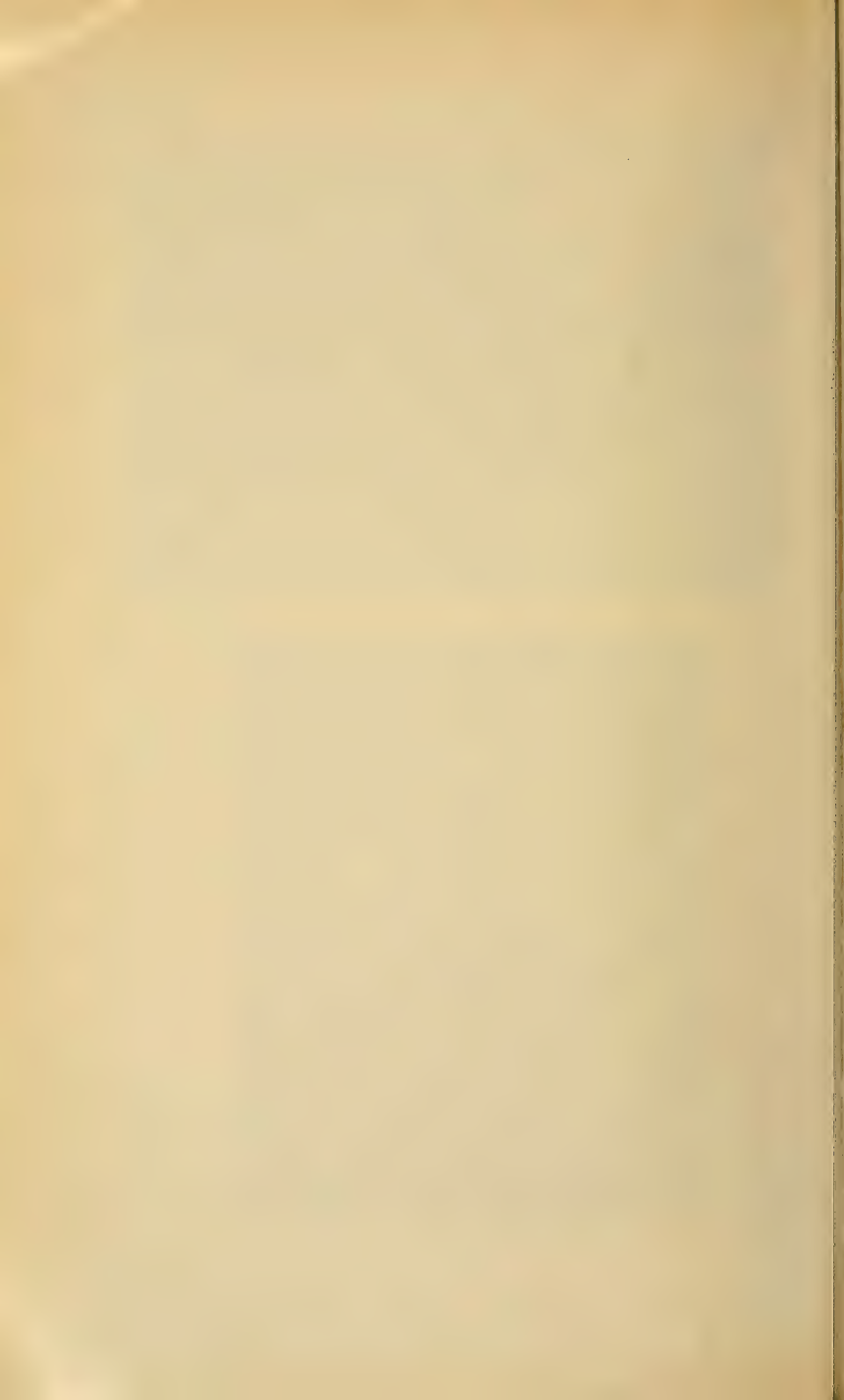
FIG. 5.

Chat domestique ad., tué en octobre 1941, au-dessus de Vex, Val d'Hérens, Valais
et considéré comme le dernier Chat sauvage des Alpes suisses.
Propriété de M. J.C. Haenni, Sion. (*Photo P. Schauenberg*).

FIG. 6.

Chat forestier ♀ ad., nov. 1906, près de Kehrsitten, Nidwald.
Conservé au Collège de Stans (*Photo P. Schauenberg*).





Pseudosinella cavernicoles de France

(Insecta: Collembola)

par

Hermann GISIN et Maria Manuela da GAMA

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

et

Musée Zoologique de l'Université de Coimbra

Avec 15 figures dans le texte

SOMMAIRE

INTRODUCTION	162
TAXONOMIE ET ÉVOLUTION DES ESPÈCES	163
1. <i>Pseudosinella subefficiens</i> n. sp.	163
2. <i>Pseudosinella decipiens</i> DENIS, 1924	164
3. <i>Pseudosinella virei</i> ABSOLON, 1901	166
4. <i>Pseudosinella subdobati</i> n. sp.	167
5. <i>Pseudosinella caladaiensis</i> n. sp.	169
6. <i>Pseudosinella denisi</i> GISIN, 1954 (pro <i>Ps. ksenemani</i> DENIS, 1948 nec GISIN, 1944)	171
7. <i>Pseudosinella lunaris</i> n. sp.	173
8. <i>Pseudosinella sollaudi</i> DENIS, 1924	175
9. <i>Pseudosinella duodecimoculata</i> BONET, 1931	175
10. <i>Pseudosinella dodecopsis dodecopsis</i> GISIN et GAMA, 1969	176
11. <i>Pseudosinella dodecopsis caerulea</i> n. ssp.	176
12. <i>Pseudosinella stompi</i> n. sp.	177
13. <i>Pseudosinella octophthalma</i> n. sp.	178
14. <i>Pseudosinella astronomica</i> n. sp.	180
15. <i>Pseudosinella</i> cf. <i>ksenemani</i> GISIN, 1944 (pro <i>Ps. binoculata</i> KSENEMAN, 1935 nec SCHÖTT, 1896)	182
16. <i>Pseudosinella cassagnai</i> n. sp.	182
17. <i>Pseudosinella vandeli vandeli</i> DENIS, 1923	184

RÉSUMÉ	186
ZUSAMMENFASSUNG	186
SUMMARY	186
BIBLIOGRAPHIE	186

INTRODUCTION

La plus grande partie du matériel qui sert de base à cette étude, que malheureusement le Dr Hermann Gisin a dû interrompre, appartient à la collection Biospeologica. Elle est encore fondée sur un assez nombreux matériel de la collection du professeur P. Cassagnau, qu'il avait remis à M. Gisin en 1963, et sur d'autres récoltes faites par MM. H. Colin, C. Bou, Vaucher, Magné et Ch. Roth, et qui m'ont été soumises pour étude par M. V. Aellen. M. N. Stomp m'a aussi communiqué quelques spécimens d'une grotte du Luxembourg appartenant à *Ps. subdobati* n.sp., espèce intéressante qu'on trouve également dans le matériel de M. Colin.

A l'exception de la trouvaille de M. Stomp, tout ce matériel provient de grottes de France, couvrant dix-huit départements de ce pays.

Les *Pseudosinella* cavernicoles des départements du Doubs (la majeure partie), de la Haute-Saône (la majeure partie), des Basses-Pyrénées, des Hautes-Pyrénées, de la Haute-Garonne, de l'Ariège, des Pyrénées Orientales, de l'Aude, du Tarn, de Tarn-et-Garonne et de l'Hérault (en partie) ont été étudiés par M. Gisin. Moi-même, j'ai étudié les *Pseudosinella* provenant des grottes des départements suivants: Doubs (en partie), Haute-Saône (en partie), Hérault (la majeure partie), Gard, Aveyron, Ardèche, Alpes-Maritimes, Basses-Alpes, Mayenne et Territoire de Belfort.

Dans ce matériel, j'ai trouvé, entre autres, huit espèces et une sous-espèce nouvelles, dont la description est comprise dans ce travail, qui contient encore la redescription de *Pseudosinella denisi*, des considérations phylogénétiques sur neuf de ces *taxa*, et une caractérisation taxonomique sommaire de six autres espèces, originaires des grottes citées. La redescription détaillée de ces espèces sera donnée dans une monographie des *Pseudosinella* européens.

Une partie des matériaux étudiés par M. Gisin, provenant des grottes mentionnées, concernaient des espèces nouvelles, dont la description et la position évolutive ont été déjà publiées (GISIN et GAMA 1969). Et, en ce qui concerne spécialement la collection Biospeologica, M. Gisin en avait lui-même publié encore des contributions taxonomiques sur *Ps. gineti*, *Ps. subvirei*, et *Ps. aspinata* originaires de quatre échantillons: Biospeologica n^{os} 426, 427, 429 et 475 (GISIN 1963a: 279-282 et 284).

J'ai toutefois l'intention de revenir sur le matériel de la collection Biospeologica de tous les pays, qui fera l'objet d'une publication d'ensemble.

Pseudosinella subefficiens n.sp., *Ps. decipiens*, *Ps. virei*, *Ps. subdobati* n.sp., *Ps. caladaiensis* n.sp., *Ps. denisi*, *Ps. lunaris* n.sp. et *Ps. sollaudi* sont probablement des représentants de la lignée généalogique, dont l'ancêtre est *Lepidocyrtus pallidus* REUTER emend. GISIN, 1965: p présent sur l'adb. II, r rudimentaire sur la base du labium (GISIN 1967b: 7 et 20). L'espèce-mère de la lignée généalogique à laquelle doivent appartenir *Ps. duodecimoculata*, *Ps. dodecopsis dodecopsis*, *Ps. dedecopsis caerulea* n.ssp., *Ps. stompi* n.sp., *Ps. octophthalma* n.sp., *Ps. astro-nomica* n.sp., *Ps. cf. ksenemani*, *Ps. cassagnai* n.sp. et *Ps. vandeli* est *Lep. pseudo-sinelloides* GISIN, 1967a: p absent sur l'abd. II, R cilié sur la base du labium.

Dans les *Pseudosinella* c'est M. Gisin qui a défriché le terrain, c'est lui qui a fait le travail le plus difficile; moi, je tâche de continuer sur la voie qu'il a tracée.

* * *

Je remercie beaucoup le Dr B. Hauser, qui m'accueille toujours très aimablement au Muséum de Genève, mettant à mon entière disposition tous les matériaux posthumes de M. Gisin.

Que M. le Directeur du Muséum de Genève, Dr V. Aellen, accepte également mes meilleurs remerciements pour les facilités de publication qu'il m'accorde.

J'exprime aussi ma reconnaissance à M. G. Dajoz, qui a eu l'amabilité de préparer les dessins pour le clichage.

Maria Manuela DA GAMA

TAXONOMIE ET ÉVOLUTION DES ESPÈCES

1. *Pseudosinella subefficiens* n.sp.

Taxonomie et évolution :

Contrairement aux autres espèces cavernicoles connues du groupe *decipiens*, qui ont les soies de la base du labium lisses ou rugueuses, à l'exception de *Ps. infrequens* GISIN et GAMA, 1969, dont la position généalogique n'est pas encore sûrement établie, *Ps. subefficiens* n.sp. est la seule, chez laquelle, quelques soies du labium sont ciliées.

Il s'agit d'une espèce très proche de *Ps. efficiens* GISIN et GAMA, 1969a, dont elle se différencie principalement par la ciliature des soies labiales.

Description :

Taille: 1-1,4 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,75. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R001/32/0201+2; pour la disposition de ces macrochètes voir fig. 1, GISIN et GAMA 1969a: 290, en ne tenant pas compte du macrochète entouré d'un cercle du th. II. Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $M_1m_2(M_2)reL_1(1_1)L_2$; M_1L_1 et L_2 sont en général ciliées, m_2 et e rugueuses, r rudimentaire; très rarement et de façon asymétrique, m_2 se présente ciliée et L_1 rugueuse; le petit nombre d'individus examinés ne nous permet malheureusement pas de conclure, avec une certitude absolue, la norme spécifique, en ce qui concerne cette chétotaxie labiale. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. La griffe ressemble à celle de *Ps. efficiens* (fig. 2, GISIN et GAMA 1969a: 290), la dent impaire est située à environ 65% de la crête interne, comme chez cette espèce, mais paraissant un peu plus développée chez la nouvelle espèce que chez *efficiens*. Nous n'avons pas observé une denticulation sur le bord externe de l'empodium. Ergot tibiotarsal non nettement spatulé. La dent apicale du mucron n'est pas plus grande que l'anteapicale.

Station :

Baume du Colombier, Roquefort, Bar, Alpes-Maritimes, 6 exemplaires, 27.IV.1908 (Biospeologica n° 214).

Types :

L'holotype et un paratype, montés sur lames, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes, en préparations, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

2. *Pseudosinella decipiens* DENIS, 1924

Figs. 1 et 2

Taxonomie :

L'espèce que nous appelons *Ps. decipiens* présente les caractères fondamentaux suivants:

Chétotaxie dorsale: R111/42/0201+2, dont la disposition est indiquée sur la fig. 1. Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $m_1m_2reL_1L_2$; tous les poils, à l'exception de r , qui est rudimentaire, sont lisses ou rugueux. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Antennes/diagonale céphalique = 1,5 environ. La dent impaire de la griffe (fig. 2) est située à environ 65% de la crête interne. La

dent proximale postérieure est plus grande que l'antérieure, dont la taille est identique à celle de la dent impaire.

Bien que les types de cette espèce manquent dans la collection du professeur Denis, nous avons encore l'espoir de les examiner, et ainsi confirmer si notre caractérisation de cette espèce est ou non juste.



FIG. 1.

Pseudosinella decipiens. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux.



FIG. 2.

Pseudosinella decipiens.
Griffe III, face antérieure.

Stations :

Grotte de la Garosse, Labastide-de-Sérou, Ariège, 10 exemplaires, 15.VII.1908 (Biospeologica n° 225).

Idem, plusieurs exemplaires, 18.I.1962, coll. Cassagnau.

Grotte de Limouzis, Limouzis, Conques, Aude, 8 exemplaires, 24.XI.1913 (Biospeologica n° 724).

Grotte de Villanière, Villanière, Mas-Cabardès, Aude, 2 exemplaires, 23.XI.1913 (Biospeologica n° 725).

Grotte de Lastour, Portel, Aude, 7 exemplaires, leg. H. Coiffait, IV.1953, coll. Cassagnau.

Grotte de Paxole, Bruniquel, Monclar, Tarn-et-Garonne, 4 exemplaires, 29.XII.1912 (Biospeologica n° 596).

Grotte de Bes, Saint-Antonin, Tarn-et-Garonne, 1 exemplaire, leg. H. Coiffait, coll. Cassagnau.

Grotte du Capucin, Saint-Antonin, Tarn-et-Garonne, 1 exemplaire, coll. Cassagnau.

Grotte de Pont de Ratz, Saint-Pons, Hérault, 3 exemplaires, XI.1962, coll. Cassagnau.

Grotte de la Deveze, Hérault, 8 exemplaires, leg. C. Bou, XII.1963.

Grotte du Ray, Saint-Georges-sur-Erve, Evron, Mayenne, 9 exemplaires, I.XII.1912 (Biospeologica n° 591).

Grotte des Caves Matharel, Tournemire, Saint-Affrique, Aveyron, 1 exemplaire, 19.IV.1909 (Biospeologica n° 258).

Grotte de la Poujade, Millau, Aveyron, 4 exemplaires, 18.IV.1909 (Biospeologica n° 257).

Idem, 5 exemplaires, 31.VII.1913 (Biospeologica n° 625).

3. *Pseudosinella virei* ABSOLON, 1901

Taxonomie :

Les caractères fondamentaux de *Ps. virei* sont les suivants :

Chétotaxie dorsale: R001/32/0201+2, dont la disposition est identique à celle de *subvirei* BONET, 1931 (fig. 5d, GISIN 1963a: 280). Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $m_1(M_1)m_2rel_1l_2$; tous ces poils, à l'exception de r, qui est rudimentaire, sont en général lisses ou rugueux, et M_1 peut également être cilié. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Antennes/diagonale céphalique = 1,7 environ. La dent impaire de la griffe (fig. 6, GISIN et GAMA 1969: 150) est située à environ 45% de la crête interne. La dent proximale postérieure est très développée, termine en pointe étirée, et beaucoup plus grande que l'antérieure, dont la taille est supérieure à celle de la dent impaire.

Stations :

Grotte de Bétharram, Arthez-et-Asson, Nay, Basses-Pyrénées, 6 topotypes, 14.VIII.1913 (Biospeologica n° 648).

Grotte d'Istaürdy, Aussurucq, Mauléon, Basses-Pyrénées, 12 exemplaires, 5.IX.1913 (Biospeologica n° 686).

Harts silua, Lecumberry, Saint-Jean-Pied-de-Port, Basses-Pyrénées, 3 exemplaires, 3.IX.1913 (Biospeologica n° 684).

Grotte des Eaux Chaudes, Eaux-Chaudes, Laruns, Basses-Pyrénées, 7 exemplaires, 27.VIII.1908 (Biospeologica n° 239).

Grotte d'Akerlecia, Larrau, Basses-Pyrénées, 10 exemplaires, leg. H. Coiffait, coll. Cassagnau.

Grotte de Malarode, Arudy, Basses-Pyrénées, 2 exemplaires, leg. H. Coiffait, 4.III.1952, coll. Cassagnau.

Grotte de Balaires?, Basses-Pyrénées, 4 exemplaires, leg. H. Coiffait, III.1952, coll. Cassagnau.

Grotte de Bas Nistos, Haut-et-Bas-Nistos, Saint-Laurent-de-Neste, Hautes-Pyrénées, 3 exemplaires, leg. H. Coiffait, coll. Cassagnau.

Grotte de la Litte, Saint-Pé de Bigorre, Hautes-Pyrénées, 6 exemplaires, leg. H. Coiffait, coll. Cassagnau.

Grotte de la Palle, Saint-Pé de Bigorre, Hautes-Pyrénées, 16 exemplaires, leg. H. Coiffait, III.1952, et 28.XI.1952, coll. Cassagnau.

Grotte de Castel-Mouly, Bagnères-de-Bigorre, Hautes-Pyrénées, 13 exemplaires, 13.VII.1910 (Biospeologica n° 364).

Idem, 12 exemplaires, 7.VIII.1913 (Biospeologica n° 634).

Idem, 10 exemplaires, 7.II.1920 (Biospeologica n° 981).

Grande grotte de Labastide, Labastide, La-Barthe-de-Neste, Hautes-Pyrénées, 1 exemplaire, 16.VII.1910 (Biospeologica n° 370).

Grotte de Gouillou, Aspet, Haute-Garonne, 6 exemplaires, 7.VIII.1919 (Biospeologica n° 943).

Grotte de l'Homme mort, La Henne morte, Haute-Garonne, 2 exemplaires, leg. H. Coiffait, coll. Cassagnau.

Grotte de la Cigalère, Seintein, Ariège, 5 exemplaires, leg. H. Coiffait, IX.1953, coll. Cassagnau.

Grotte de Paysa, Salsein, Ariège, 1 exemplaire, leg. H. Coiffait, coll. Cassagnau.

Grotte de Gouillou, Ariège, 6 exemplaires, leg. L. Gubaro, 8.II.1962, coll. Cassagnau.

4. *Pseudosinella subdobati* n.sp.

Fig. 3

Taxonomie et évolution :

La nouvelle espèce est très voisine de *Ps. dobati* GISIN, 1965a, avec lequel elle partage la plupart des caractères adaptatifs, la denticulation des griffes y comprise. L'étude comparative des types de *dobati* avec le matériel de *subdobati* n.sp. nous a révélé que, en ce qui concerne les caractères non adaptatifs, les deux espèces ne se distinguent que par la chétotaxie céphalique, dont la formule est R111 chez *dobati* et R221 chez la nouvelle espèce.

Nous avons également examiné des topotypes de *Ps. paclii* RUSEK, 1961, que son auteur nous a aimablement faits parvenir. La formule des macrochètes dorsaux est identique chez ces deux espèces, bien que la disposition des macrochètes céphaliques T y soit différente. Mais il y a d'autres particularités chétotaxiques qui séparent *Ps. subdobati* n.sp. de *Ps. paclii*, comme, par exemple,

l'absence de la soie accessoire s de l'abd. IV chez *pacleti*, et sa présence chez la nouvelle espèce. En ce qui concerne la griffe, les deux espèces s'éloignent, entre autre, par la position de la dent impaire, qui est plus proximale chez *pacleti*.

Comme *Ps. dobati*, la nouvelle espèce est également proche de *Ps. virei* et de *Ps. subvirei*, non seulement par la conformation de la griffe, qui, malgré quelques différences, se ressemble chez ces espèces, mais aussi par les caractères non adaptatifs; les détails chétotaxiques qui différencient *Ps. subdobati* n.sp. de *virei* et de *subvirei* concernent uniquement la soie M_1 du labium (m_1 ou M_1 chez *virei* et m_1 chez *subvirei*) et les macrochètes céphaliques (R001 chez *virei* et *subvirei*).



FIG. 3.

Pseudosinella subdobati n.sp. Répartition des macrochètes et des trichobothries céphaliques.

Description :

Taille: 1,4-2 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,45-1,7. L'organe antennaire III est pourvu de deux sensilles en forme de bâtonnets cylindriques. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R221/32/0201+2. La disposition des macrochètes céphaliques est indiquée sur la fig. 3. Il faut remarquer que l'arrangement des macrochètes T est particulier, étant différent de celui qu'on trouve chez *balazuci* (fig. 10, GISIN et GAMA 1969: 154), *denisi*, *pacleti* et *lunaris* n.sp., bien que la formule chétotaxique de la tête de *subdobati* n.sp. soit identique à celle de ces quatre espèces. Pour la chétotaxie des th. II-III et des abd. I-IV voir fig. 2, GISIN 1965a: 2. Sur cette figure, concernant la chétotaxie de *Ps. dobati*, on doit enlever le deuxième macrochète céphalique le plus latéral, dont on ne tient habituellement pas compte. Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $M_1m_2rel_1l_2$; M_1 est ciliée, r est rudimentaire et les autres soies sont lisses ou rugueuses. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 2 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. La griffe de *Ps. subdobati* n.sp.

est identique à celle de *dobati* (fig. 1, GISIN 1965a:2), la dent impaire étant située à peu près au milieu de la crête interne de la griffe (entre 50 % et 53 %). Pour l'empodium et l'ergot tibiotarsal pointu, voir aussi la même figure. La dent apicale du mucron est beaucoup plus grande que l'anteapicale.

Stations :

Grotte de la Baume (= grotte de la Grande Baume = grotte du Carrousel), Chaux les Ports, 12 km W de Vesoul, Haute-Saône, 3 exemplaires, leg. H. Colin, 10.VI.1966 (Kg 290-station de l'holotype).

Grotte de Montcey, Montcey, 7 km NE de Vesoul, Haute-Saône, 1 exemplaire, leg. H. Colin, 5.XI.1966 (Kg 284).

Luxembourg, ancienne mine de plomb, Chifontaine-Oberwampach, 3 exemplaires, leg. Stomp. V.1968.

Types :

L'holotype et quelques paratypes, montés sur lames, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes, en préparations, se trouvent au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

5. *Pseudosinella caladaïrensis* n. sp.¹

Fig. 4

Taxonomie et évolution :

Les particularités non adaptatives de la chétotaxie font placer la nouvelle espèce dans le voisinage de *Ps. virei*, qui s'écarte toutefois de *caladaïrensis* n.sp. par la chétotaxie labiale ($M_1M_2rEL_1L_2$ chez la nouvelle espèce et $m_1(M_1)m_2rel_1l_2$ chez *virei*).

Mais en ce qui concerne l'évolution quantique, *Ps. caladaïrensis* n.sp. est beaucoup plus évolué que *virei* par l'absence de la dent impaire de la griffe, par la conformation de l'empodium, qui est droit dans la moitié distale de son bord interne chez la nouvelle espèce et convexe chez *virei*, et par la plus grande longueur des antennes. Par contre, la structure du mucron, avec la dent apicale plus petite que l'anteapicale, semble plus primitive que chez *virei*.

La position systématique et évolutive de *Ps. caladaïrensis* n.sp. est difficile à établir, ce qui est surtout dû à la chétotaxie de la base du labium et à la structure du mucron. Chez *Ps. lamperti* (SCHÄFFER, 1900), qui a aussi la même chétotaxie labiale, et chez lequel il ne subsiste également qu'un vestige de dent impaire de

¹ Nom donné par CASSAGNAU in GINET 1955: 137. Ce nom est devenu *nomen nudum*, car l'espèce en question n'a jamais été décrite.

la griffe, représenté par un arrondi, la soie accessoire s de l'abd. IV fait défaut, et les dents proximales de la griffe sont petites. Les deux espèces s'éloignent encore par la forme de l'empodium, qui est échancré dans la moitié distale de son bord interne chez *lamperti*, par la forme du mucron, et par la chétotaxie céphalique, qui chez l'espèce de SCHÄFFER comprend 2 macrochètes T.

La griffe de *Ps. caladaïrensis* n.sp. ressemble à celle de *Ps. denisi* et de *Ps. lunaris* n.sp., ainsi que la longueur des antennes, et la présence de la soie accessoire s de l'abd. IV. Mais la nouvelle espèce s'écarte des deux autres par beaucoup d'autres détails chétotaxiques, par la forme de l'empodium et du mucron.



FIG. 4.

Pseudosinella caladaïrensis n.sp.
Griffe III, face antérieure.

Description :

Taille: 1,6-2 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 2,2. Sensilles de l'organe antennaire III en forme de bâtonnets allongés, quand vus de profil. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R001/32/0201 +2, dont la disposition est identique à celle de *virei* et de *subvirei* (voir fig. 5d, GISIN 1963a: 280). Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: M₁M₂rEL₁L₂; toutes les soies, à l'exception de r, qui est rudimentaire, sont ciliées. Soies accessoires de l'abd. IV comprenant une soie s. La dent impaire

de la griffe (fig. 4) est remplacée par une expansion arrondie. La dent proximale postérieure est très développée, presque ou aussi développée que chez *virei* (voir fig. 6, GISIN et GAMA 1969: 150), termine en pointe étirée, et est beaucoup plus grande que la dent proximale antérieure. Le bord interne de l'empodium est droit dans la moitié distale (fig. 4). Ergot tibiotarsal pointu (fig. 4). Dent apicale du mucron un peu plus petite que l'anteapicale.

Station :

Gouffre du Caladaïre, près de Banon, Basses-Alpes, 12 exemplaires, leg. Ginet, VIII.1954, coll. Cassagnau.

Types :

L'holotype et quelques paratypes, montés sur lames, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes, en préparations, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

6. *Pseudosinella denisi* GISIN, 1954 (pro *Ps. ksenemani*
DENIS, 1948 nec GISIN, 1944).

Fig. 5

Taxonomie et évolution :

C'est la troisième fois que des trouvailles de *Ps. denisi* sont mentionnées dans la littérature. DENIS a décrit cette espèce en se basant sur deux exemplaires d'une grotte du Gard, et DELAMARE (1952: 77) en a identifié quelques spécimens provenant de grottes des départements de l'Ardèche et de l'Hérault.

Grâce à l'amabilité de M^{me} Hutasse, nous avons eu la possibilité d'en examiner les deux types, chez lesquels on voit très bien les caractères chétotaxiques. Notre matériel assez nombreux concorde, à l'exception de quelques détails, avec le matériel type et nous permet de redécrire l'espèce.

Ps. denisi présente des affinités avec *Ps. balazuci* GISIN et GAMA, 1969, qui semble être un ancêtre plus ou moins direct de cette espèce. En effet, les caractères non adaptatifs de la chétotaxie sont presque identiques chez les deux espèces, sauf la présence d'un troisième macrochète latéral sur le th. III de *balazuci*, qui manque en général chez *denisi*. Mais, en ce qui concerne les caractères adaptatifs, *Ps. denisi* est plus évolué que *Ps. balazuci* par sa plus grande longueur des antennes, et par la disparition de la dent impaire de la griffe; cette dent, chez *balazuci*, est détachée de la griffe, et plus développée que l'ébauche d'une petite dent, qui rarement existe chez *denisi* (voir description de cette espèce ci-dessous).

On peut aussi comparer la griffe de *denisi* avec celle de *virei*, dont la première aurait pu être dérivée plus ou moins directement. D'après la longueur des antennes, et les macrochètes dorsaux, *denisi* est également plus évolué que *virei*.

Chez les autres espèces connues sans dent impaire de la griffe, et qui présentent comme *denisi* la même chétotaxie labiale, la présence de la soie accessoire s de l'abd. IV, une chétotaxie dorsale ressemblante et des antennes plus ou moins longues — *Ps. pyrenaea* BONET, 1931, *Ps. lunaris* n.sp., *Ps. sollaudi* DENIS, 1924, *Ps. truncata* CASSAGNAU, 1955 et *Ps. oxybarensis* GISIN et GAMA, 1969 — l'empodium est toujours échancré dans la moitié distale de son bord interne, et, à l'exception de *pyrenaea*, et de *lunaris* n.sp., les dents proximales de la griffe sont moins développées et la griffe plus allongée que chez *denisi*, ce qui montre que cette espèce doit être plus primitive que les autres quant à l'évolution quantitative. Par contre, la chétotaxie des macrochètes dorsaux semble plus évoluée chez *denisi* que chez les autres espèces mentionnées, *lunaris* n.sp. excepté. De toutes ces espèces, la plus voisine de *denisi* est *lunaris* n.sp. et ensuite *pyrenaea*, qui se distingue de *denisi* surtout par la forme de l'empodium et par la chétotaxie du th. II (3 macrochètes chez *pyrenaea* et 4 chez *denisi*), et de l'abd. IV (1+2 chez *pyrenaea* et 1+3 chez *denisi*).

Description :

Taille: 1,5-2,1 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 2-3; chez les deux types, on remarque une fusion partielle des articles antennaires, comme d'ailleurs DENIS l'a déjà mentionné; c'est aussi le cas pour quelques-uns de nos exemplaires, chez lesquels le rapport entre les antennes et la diagonale céphalique est inférieur à la valeur normale, qui peut aller jusqu'à 3.



FIG. 5.

Pseudosinella denisi.
Griffe III, face antérieure.

Organe antennaire III pourvu de deux sensilles longs et élargis, qui de profil semblent avoir la forme de bâtonnets cylindriques. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R221/42/0201+3; (voir figs. 9 et 10 GISIN et GAMA 1969:154), sauf pour le th. III, qui ne possède pas généralement le troisième macrochète; chez de très rares individus (5), le th. III a 3+3 macrochètes. Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $m_1m_2rel_1l_2$; ces soies sont lisses ou faiblement rugueuses et r est rudimentaire. Soies accessoires de l'abd. IV comprenant une soie s. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 4-5 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. La griffe (fig. 5) présente à la place de la dent impaire une expansion arrondie.

Les exemplaires des stations Biospeologica n° 259, Grotte de St. Font, Biospeologica n° 739, Biospeologica n° 748 et Kg 312 présentent une petite dent impaire située à environ 50% de la crête interne de la griffe. Cette dent existe parfois dans toutes les pattes d'un seul exemplaire, quelquefois seulement dans quelques pattes. Et chez les deux spécimens de la station Kg312, un a une dent impaire dans toutes les griffes, tandis que l'autre ne possède aucune dent impaire aux griffes.

Chez les individus des autres stations, on observe très rarement une ébauche d'une petite dent impaire à l'endroit où se termine l'expansion arrondie, correspondant justement à environ 50% de la crête interne; d'ailleurs, deux griffes d'un des exemplaires types présentent cette même particularité.

Comme il s'agit d'un caractère adaptatif, nous déterminons les exemplaires des premières stations comme *Ps. denisi*, en attendant de pouvoir examiner un matériel plus abondant provenant des mêmes grottes, afin de nous rendre compte de la variabilité de ce caractère, et ainsi confirmer s'il s'agit ou non de la même espèce.

Les deux dents proximales sont fortement développées, la postérieure, qui termine en pointe étirée, est presque ou aussi développée que chez *virei* (voir fig. 6, GISIN et GAMA 1969: 150), et un peu plus grande que l'antérieure. Empodium (fig. 5) avec une petite dent située à 1/3 environ de son bord externe, laquelle n'est pas toujours visible. Ergot tibiotarsal pointu (fig. 5). La dent apicale du mucron est allongée et beaucoup plus grande que l'anteapicale.

Stations :

Grotte de Bégué-Ponchon, Pompignan, Saint-Hippolyte-du-Fort, Gard, 40 exemplaires, 1.I.1914 (Biospeologica n° 743).

Grotte de la Salpêtrière, Saint-Laurent-le-Minier, Sumène, Gard, 2 exemplaires, 29.XII.1913 (Biospeologica n° 739).

Grotte de la Calmette, Allègre, Saint-Ambroix, Gard, 10 exemplaires, 4.I.1914 (Biospeologica n° 748).

Aven de Laffage, près de Cambo, Gard, 1 exemplaire, leg. Magné (Kg240).

? Grotte de Fauzan, Cesseras, Olonzac, Hérault, 12 exemplaires, 25.XI.1913 (Biospeologica n° 731).

Grotte de l'Hortus, Valflaunès, Claret, Hérault, 1 exemplaire très mal conservé, 26.XII.1913 (Biospeologica n° 734).

Grotte du Bois de Madame, Ganges, Hérault, 4 exemplaires, 30.XII.1913 (Biospeologica n° 740).

Grotte de la Cave de Labeil, Lauroux, Lodève, Hérault, 2 exemplaires, 20.IV.1909 (Biospeologica n° 259).

Grotte de la Clamouse, Hérault, 1 exemplaire, leg. Roth, 21.VII.1967 (Kg300).

Idem, 5 exemplaires, leg. Roth, 18.VII.1968 (Kg309).

Grotte de Saint Font, Hérault, 1 exemplaire, coll. Christiansen.

Aven du Rochas, Vallon, Ardèche, 2 exemplaires, leg. C. Bou, VIII.1964 (Kg312).

7. *Pseudosinella lunaris* n.sp.

Fig. 6

Taxonomie et évolution :

La nouvelle espèce ne se distingue de *Ps. denisi* que par deux détails adaptatifs : l'empodium est faiblement, mais nettement échancré dans la moitié distale de son bord interne, ce qui semble représenter un caractère dérivé, tandis que l'ergot tibiotarsal spatulé est plutôt primitif.

D'ailleurs, comme nous mentionnons dans la description de *Ps. lunaris* n.sp., cette dernière particularité ne paraît pas absolument constante.

Le premier caractère rattache la nouvelle espèce aux *Ps. pyrenaea*, *sollaudi*, *truncata* et *oxybarensis*, qui ont d'autres caractères communs avec *Ps. lunaris* n.sp., particulièrement *Ps. pyrenaea*.

Description :

Taille: 1,4-1,7 mm. Pigment et yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 2,4-3. Organe antennaire III pourvu de deux sensilles, qui, de profil, ont la forme de bâtonnets longs. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux:



FIG. 6.

Pseudosinella lunaris, n.sp.
Giffr III, face antérieure.

R221/42/0201+3, dont la disposition est indiquée sur les figs. 9 et 10 (GISIN et GAMA 1969: 154), sauf pour le th. III, qui ne possède pas le troisième macrochète. Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $m_1m_2rel_1l_2$; ces soies sont lisses ou faiblement rugueuses, et r est rudimentaire. Soies accessoires de l'abd. IV comprenant une soie s. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 3-5 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. La dent impaire de la griffe (fig. 6) est remplacée par une expansion arrondie. La dent proximale postérieure est très développée, presque ou aussi développée que chez *virei* (fig. 6, GISIN et GAMA 1969: 150), terminant en pointe étirée. Cette dent est un peu plus grande que la dent proximale antérieure. Le bord interne de l'empodium est nettement mais non fortement

échancré dans sa moitié distale (fig. 6). Ergot tibiotarsal le plus souvent spatulé (fig. 6), bien que rarement pointu. La dent apicale du mucron est allongée et beaucoup plus grande que l'anteapicale.

Stations :

Grotte de Banne, Banne, Vans, Ardèche, 8 exemplaires, 6.I.1914 (Biospeologica n° 752-station de l'holotype).

Grotte de l'Assiette, Chassagne, Vans, Ardèche, 1 exemplaire, 7.I.1914 (Biospeologica n° 754).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, se trouvent au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes sont déposés au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

8. *Pseudosinella sollaudi* DENIS, 1924*Taxonomie :*

Les caractères fondamentaux de *Ps. sollaudi* sont les suivants:

Chétotaxie dorsale: R111/42/0201+3, dont la disposition est indiquée sur la fig. 5h, GISIN 1963a: 280. Chétotaxie de l'abd. II: pABq. Base du labium: $m_1m_2rel_1l_2$; tous les poils, à l'exception de r, qui est rudimentaire, sont lisses ou faiblement rugueux. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. Antennes/diagonale céphalique = 2,5 environ. La griffe (fig. LXj, k, 1, DENIS 1924b: 578) est très élancée, sans dent impaire. Les dents proximales, relativement petites, ont une position basale, la postérieure étant plus développée que l'antérieure. Empodium nettement échancré dans la moitié distale de son bord interne, et présentant une petite dent externe.

Stations :

Grotte de Gonsans, Gonsans, Roulans, Doubs, 6 exemplaires, 7.VI.1916 (Biospeologica n° 824).

Grotte des Cavottes, Montrond, Quingey, Doubs, 30 exemplaires, 28.IX.1916 (Biospeologica n° 880).

Grotte des Faux-Monnayeurs, Mouthier-Hautepierre, Ornans, Doubs, 5 exemplaires, 28.IX.1917 (Biospeologica n° 875).

Idem, 1 exemplaire, 31.VII.1917 (Biospeologica n° 874).

Idem, 2 exemplaires, 3.II.1918 (Biospeologica n° 1239).

Idem, 7 exemplaires, 30.X.1920 (Biospeologica n° 1241).

Baume du Mont, Reugney, Amancey, Doubs, 12 topotypes, 19.IX.1918 (Biospeologica n° 1243).

Grotte des Orcières, Montivernace, Baume-les-Dames, Doubs, 70 exemplaires, 18.V.1916 (Biospeologica n° 822).

Source Bergeret, Arcier, Besançon-nord, Doubs, 4 exemplaires, 21.X.1915 (Biospeologica n° 881).

Grotte de Grange Mathieu, Chenecey, Doubs, quelques exemplaires, leg. H. Colin, 18.VIII.1968 (Kg305).

Idem, nombreux exemplaires, leg. H. Colin, 15.VIII.1968 (Kg306).

9. *Pseudosinella duodecimoculata* BONET, 1931*Taxonomie :*

Outre *Ps. duodecimoculata*, dont le D^r Gisin avait examiné de nombreux spécimens, sur lesquels il a aussi étudié les caractères chétotaxiques, le D^r Christiansen a découvert qu'il y a encore dans le groupe *duodecimoculata* deux autres

formes, qui se distinguent essentiellement de l'espèce de BONET par des détails constants de la chétotaxie.

La description de ces formes, ainsi que leur répartition dans les grottes des départements français, seront données dans une publication ultérieure.

10. *Pseudosinella dodecopsis dodecopsis* GISIN et GAMA, 1969

Taxonomie :

Les exemplaires des stations citées ci-dessous concordent entièrement avec les types, à savoir, le pigment n'y existe que dans les 6+6 yeux, la dent apicale du mucron tend à être plus petite que l'anteapicale, et les macrochètes sur l'abd. IV correspondent à la formule 1+3.

Chez ces spécimens, la soie E du labium est le plus souvent ciliée.

Stations :

Grotte de Trabuc, Mialet, Saint-Jean-du-Gard, Gard, 8 topotypes, 3.I.1914 (Biospeologica n° 746).

Idem, 1 topotype, leg. Vaucher, X.1948 (Kg15).

Grotte du Salpêtre de Corconne, Corconne, Quissac, Gard, 10 exemplaires, 2.I.1914 (Biospeologica n° 745).

Baume de Gour, Pompignan, Saint-Hippolyte-du-Fort, Gard, 1 exemplaire, 1.I.1914 (Biospeologica n° 744).

Grotte de Tharoux, Tharoux, Barjac, Gard, 50 exemplaires, 5.I.1914 (Biospeologica n° 750).

La Coquelière, Saint-André-de-Cruzières, Vans, Ardèche, 1 exemplaire, 6.I.1914 (Biospeologica n° 751).

Grotte du Château d'Ebbou, Vallon, Vallon, Ardèche, 10 exemplaires, 29.VIII.1909 (Biospeologica n° 280).

11. *Pseudosinella dodecopsis caerulea* n.ssp.

Taxonomie et évolution :

Les spécimens provenant des stations mentionnées se distinguent de la forme principale par les particularités suivantes :

1) La présence de pigment ponctiforme disséminé sur tout le corps et portions proximales des pattes et concentré dans les 6+6 yeux.

2) La dent apicale du mucron ne tend pas à être plus petite que l'anteapicale, comme c'est aussi le cas chez *Ps. dodecophthalma* GISIN et GAMA, 1969, espèce très voisine de *Ps. dodecopsis*.

3) Le macrochète, qui accompagne d'habitude la trichobothrie antérieure de l'abd. IV, fait défaut, ce qui caractérise également *Ps. dodecophthalma*.

La soie E du labium est le plus souvent ciliée chez cette sous-espèce, ce que nous avons également observé chez les populations de *Ps. dodecopsis dodecopsis* citées plus haut.

Tous les autres caractères, la conformation de la griffe y comprise, concordent avec ceux de *Ps. dodecopsis dodecopsis*.

La présence de pigment fait penser à une adaptation moins parfaite de la race en question à la vie cavernicole, tandis que la conformation du mucron est plutôt moins primitive que celle de la forme principale.

Stations :

Grotte de Remène, Rozières, Joyeuse, Ardèche, 16 exemplaires, 9.I.1914 (Biospeologica n° 759 — station de l'holotype).

Grotte du Soldat, Labeaume, Joyeuse, Ardèche, 2 exemplaires, 9.I.1914 (Biospeologica n° 758).

Grotte de Peyroche, Auriolles, Joyeuse, Ardèche, 8 exemplaires, 10.I.1914 (Biospeologica n° 760).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes, en préparations et en alcool, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

12. *Pseudosinella stompi* n.sp.

Figs. 7 et 8

Taxonomie :

Ps. stompi n.sp. semble être très voisin de *Ps. octophthalma* n.sp., dont il se différencie principalement par le nombre des yeux.

M. N. Stomp (Luxembourg), qui est en train d'étudier les *Pseudosinella* européens à 5+5 yeux, m'a aimablement communiqué qu'il n'a jamais trouvé une espèce avec la chétotaxie labiale de *Ps. stompi* n.sp.

Description :

Taille: 1,1-1,4 mm. Le pigment existe seulement dans les 5+5 yeux, dont la taille et la disposition sont indiquées sur la fig. 7. Antennes/diagonale céphalique = 1,5. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R001/00/

0100+3, dont la disposition est identique à celle de *Ps. octophthalma* n.sp. (fig. 10). Chétotaxie de l'abd. II: —aBq. Base du labium: $M_1M_2REL_1L_2$; tous ces poils sont ciliés. Soie accessoire s de abd. IV absente. La dent impaire de la griffe (fig. 8) est située à environ 65% de la crête interne, et la dent proximale postérieure est plus grande et plus basale que l'antérieure. Empodium voir fig. 8. Ergot tibiotarsal faiblement épaissi à l'extrémité (fig. 8). La dent apicale du mucron n'est pas plus développée que l'anteapicale.

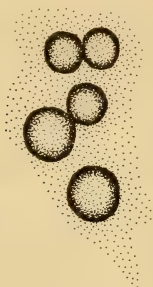


FIG. 7.

Pseudosinella stompi n.sp.
Yeux, côté gauche.



FIG. 8.

Pseudosinella stompi n.sp.
Griffe III, face antérieure.

Station :

Grotte de la Poujade, Millau, Aveyron, 3 exemplaires, 31.VII.1913 (Biospeologica n° 625).

Types :

L'holotype, monté sur lame, est déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Un paratype, en préparation, se trouve au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse, et l'autre paratype, aussi en préparation, au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

13. *Pseudosinella octophthalma* n.sp.

Figs. 9, 10 et 11

Taxonomie et évolution :

Ce n'est qu'en 1967, grâce aux caractères chétotaxiques découverts par M. Gisin (GISIN 1967b: 13-15), qu'on a eu la certitude de l'existence en Europe de deux espèces à 4+4 yeux, *Ps. octopunctata* BORNER, 1901 et *Ps. picta* BÖRNER, 1903.

Ps. octophthalma n.sp. est très distincte de ces deux espèces, non seulement par la disposition des yeux et par la conformation de la griffe, mais surtout par les caractères non adaptatifs de la chétotaxie, appartenant même à une autre lignée généalogique: *Ps. octopunctata* et *Ps. picta* sont des représentants de



FIG. 10.

Pseudosinella octophthalma n.sp.
Répartition des macrochètes,
des trichobothries
et des pseudopores dorsaux.

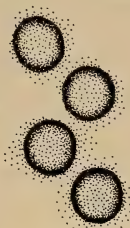


FIG. 9.

Pseudosinella octophthalma n. sp.
Yeux, côté gauche.



FIG. 11.

Pseudosinella octophthalma n.sp.
Griffe III, face antérieure.

la lignée, dont l'ancêtre serait *Lepidocyrtus pallidus* (p présent sur l'abd. II, r du labium rudimentaire), tandis que l'espèce-mère de la lignée à laquelle appartient la nouvelle espèce est probablement *Lep. pseudosinelloides* (p absent, R cilié).

Dans cette lignée, l'espèce qui doit être la plus proche de *Ps. octophthalma* n.sp. est *Ps. dodecophthalma* GISIN et GAMA, 1969, dont il semble être dérivé par la réduction du nombre des yeux. La griffe est un peu différente chez ces deux espèces, mais les caractères de la chétotaxie y sont absolument identiques.

Description :

Taille: 0,8-1,3 mm. Il n'y a du pigment bleu que dans les 4+4 yeux, dont la taille et la disposition sont indiquées sur la fig. 9. Antennes/diagonale céphalique = 1,4. Organe antennaire III pourvu de deux sensilles ovoïdes. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R001/00/0100+3, dont la disposition est indiquée sur la fig. 10; sur l'abd. IV, le macrochète le plus postérieur est plus petit que les deux autres. Chétotaxie de l'abd. II: —aBq. Base du labium: $M_1M_2REL_1L_2$; toutes ces soies sont ciliées. Soie accessoire s de l'abd. IV absente. Dent impaire de la griffe (fig. 11) située à environ 65% de la crête interne. La dent proximale postérieure est plus développée et plus proximale que l'antérieure, dont la taille est identique à celle de la dent impaire. Empodium voir fig. 11. Ergot tibiotarsal faiblement spatulé (fig. 11). La dent apicale du mucron n'est pas plus grande que l'anteapicale.

Stations :

Grotte du Bois de Delon, Brissac, Ganges, Hérault, 2 exemplaires, 28.XII.1913 (Biospeologica n° 737 — station de l'holotype).

Grotte des Rives, Saint-André-de-Buèges, Saint-Martin-de-Londres, Hérault, 14 exemplaires, 29.XII.1913 (Biospeologica n° 738).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

14. *Pseudosinella astronomica* n.sp.

Fig. 12

Taxonomie et évolution :

Actuellement, on connaît en Europe cinq ou six espèces de *Pseudosinella* à 1+1 yeux: *Ps. ksenemani* GISIN, 1944, *Ps. monoculata* DENIS, 1938, *Ps. alpina* GISIN, 1950, *Ps. substygia* GISIN et GAMA, 1969, *Ps. astronomica* n. sp. et éventuellement *Ps. cassagnai* n. sp.

Il se peut qu'une de ces espèces s'identifie à *Ps. monoculata*, qui est voisin de *Ps. vandeli*. D'après la répartition géographique, on pourrait penser à *Ps. alpina*, qui manifeste également beaucoup d'affinités avec *vandeli*. Mais le problème est difficile à résoudre, car le type de *monoculata* n'existe plus dans la collection du professeur Denis.

Toutes ces espèces à 1+1 yeux doivent appartenir à la lignée généalogique, dont l'espèce-mère serait *Lepidocyrtus pseudosinelloides* (p absent, R cilié), bien que la position de *Ps. substygia* soit douteuse (voir GISIN et GAMA 1969: 172). A l'exception de cette dernière espèce, toutes les autres se rapprochent par les caractères chétotaxiques; néanmoins, en ce qui concerne la conformation de la griffe, *Ps. cf. ksenemani* et *Ps. astronomica* n.sp. se situent un peu à part.

La nouvelle espèce ne paraît se séparer essentiellement de *Ps. cf. ksenemani* que par la conformation de l'ergot tibiotarsal et du mucron.

Description :

Taille: 1,7-1,85 mm. Le pigment diffus sur la partie dorsale du corps et portions proximales des pattes se concentre dans les 1+1 yeux. Antennes/diagonale céphalique = 1,4; ce rapport a été mesuré sur un seul spécimen, car les autres n'avaient pas d'antennes. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R000/00/0101+2, voir fig. 14; la trichobothrie céphalique dorsolatérale doit exister, mais l'état de conservation des exemplaires ne permet pas son observation. Chétotaxie de l'abd. II: —aBq. Base du labium: $M_1(m_1)m_2Rel_1l_2$; chez un des exemplaires, M_1 est symétriquement cilié, chez les deux autres, m_1 est lisse; R est cilié et les autres soies sont lisses ou rugueuses. Soie accessoire s de l'abd. IV absente. La dent impaire de la griffe (fig. 12) est située à environ 60% de la crête interne. Dent proximale postérieure un peu plus développée et plus basale que l'antérieure, qui est un peu plus petite que la dent impaire. Empodium voir fig. 12. Ergot tibiotarsal pointu (fig. 12). La dent apicale du mucron est à peine plus grande que l'anteapicale.



FIG. 12.

*Pseudosinella
astronomica* n.sp.
Griffe III, face antérieure.

Station :

Le Perthus del Drac, Lucéram, Escarène, Alpes-Maritimes, 3 exemplaires, 11.IV.1911 (Biospeologica n° 433).

Types :

L'holotype, monté sur lame, est déposé au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les paratypes, en préparations, se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

15. *Pseudosinella* cf. *ksenemani* GISIN, 1944
(pro *Ps. binoculata* KSENEAN, 1935 nec SCHÖTT, 1896).

Fig. 13

Taxonomie :

D'après les caractères classiques, conformation de la griffe, de l'empodium et de l'ergot tibiotarsal, et nombre des yeux, on pourrait identifier ces deux spécimens mentionnés ci-dessous comme *Ps. ksenemani*.

Mais nous n'avons pas eu la possibilité d'en examiner les types, dont les caractères de la chétotaxie sont inconnus.

Description :

Taille: 1,5 mm. Nous n'avons observé du pigment que dans les 1+1 yeux, ce qui est probablement dû à l'état de conservation des spécimens. Antennes/diagonale céphalique = 1,65-1,9. Organe antennaire III en forme de bâtonnets cylindriques. Antennes sans écailles. Macrochètes dorsaux: R000/00/0101(0)+2, voir fig. 14; la trichobothrie céphalique dorsolatérale existe, bien que le macrochète, qui d'habitude l'accompagne, fasse défaut; sur l'abd. IV, le macrochète, qui habituellement se trouve près de la trichobothrie antérieure, est présent chez un des exemplaires, mais chez l'autre, il est transformé en microchète. Chétotaxie de l'abd. II: —aBq. Base du labium: $M_1m_2Rel_1l_2$; M_1 et R sont ciliés, les autres poils sont lisses ou rugueux. Soie accessoire s de l'abd. IV absente. La dent impaire de la griffe (fig. 13), qui est un peu plus grande que la dent proximale antérieure, est située à environ 60-63% de la crête interne. Dent proximale postérieure un peu plus développée et plus proximale que l'antérieure. Empodium, voir fig. 13. Ergot tibiotarsal spatulé (fig. 13). La dent apicale du mucron est un peu plus petite que l'anteapicale.



FIG. 13.
Pseudosinella cf.
ksenemani.
Griffe III,
face antérieure.

Station :

Grotte D du Baou des Blancs, Vence, Alpes-Maritimes, 2 exemplaires, 26.II.1911 (Biospeologica n° 470).

16. *Pseudosinella cassagnai* n.sp.

Figs. 14 et 15

Taxonomie et évolution :

Ps. cassagnai n.sp. semble être très voisin de *Ps. vandeli* s. lato, dont il se distingue essentiellement par la forme et la plus grande taille de la dent impaire

de la griffe, par la plus grande longueur des antennes et par la présence éventuelle de 1+1 yeux.

Il se peut que la nouvelle espèce ait encore des affinités avec les formes d'Italie du Nord et du Tessin, *Ps. insubrica* GISIN et GAMA, 1969a et *Ps. alpina* GISIN, 1950^c car la conformation générale de la griffe et les caractères fondamentaux de la chétotaxie sont les mêmes chez les trois espèces. Mais la taille et la position plus



FIG. 14.

Pseudosinella cassagnai n.sp. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux.



FIG. 15.

Pseudosinella cassagnai n.sp.
Griffe III, face antérieure.

distale de la dent impaire de la griffe, ainsi que la forme de l'empodium, qui chez *insubrica* et *alpina* est échancré dans la moitié distale de son bord interne, montrent que *Ps. cassagnai* n.sp. doit être moins évolué que les deux autres espèces.

La nouvelle espèce est aussi généalogiquement proche de *Ps. astronomica* n.sp. et de *Ps. cf. ksenemani*, car les détails chétotaxiques non adaptatifs sont presque identiques chez ces trois espèces. Toutefois, les caractères adaptatifs concernant la conformation de la griffe et la longueur des antennes éloignent *Ps. cassagnai* n.sp. des deux autres espèces.

Description :

Taille: 1,7-2,2 mm. Il y a des grains pigmentaires faiblement disséminés sur la partie dorsale du corps et portions proximales des pattes et concentrés à l'endroit

où normalement se trouvent les yeux. Parfois il nous semble avoir observé l'ébauche d'une cornéule de chaque côté, mais l'état de conservation des spécimens ne nous permet pas de conclure avec certitude si cette espèce est ou non oculée. Antennes/diagonale céphalique = 2,3-2,4. Les deux sensilles de l'organe antennaire III en forme de bâtonnets cylindriques. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R000/00/0101+2, dont la disposition est indiquée sur la fig. 14. Il faut remarquer qu'il existe de chaque côté la trichobothrie dorsolatérale de la tête, près de laquelle le macrochète habituel fait défaut. Chétotaxie de l'abd. II: —aBq. Base du labium: $M_1m_2Rel_1l_2$. M_1 et R sont ciliés, les autres poils sont lisses ou rugueux. Soie accessoire s de l'abd. IV absente. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 3-4 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. La dent impaire de la griffe (fig. 15), située à environ 50% de la crête interne, est très développée, en forme de stylet, et détachée de la griffe. Les dents proximales sont beaucoup plus petites que la dent impaire et situées à peu près au même niveau. Le bord interne de l'empodium est convexe et l'ergot tibiotarsal n'est pas spatulé (fig. 15). La dent apicale du mucron n'est guère plus grande que l'anteapicale.

Station :

Grotte d'Albarea, Sospel, Alpes-Maritimes, 7 exemplaires, 8.IV.1911 (Biospeologica n° 432).

Types :

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

17. *Pseudosinella vandeli vandeli* DENIS, 1923

Taxonomie :

Les caractères fondamentaux de la forme principale de *Ps. vandeli* sont les suivants:

Chétotaxie dorsale: R000/00/0101+2, dont la disposition est indiquée sur la fig. 5f, GISIN 1963a: 280. Chétotaxie de l'abd. II: —aBq. Base du labium: $M_1m_2Rel_1l_2$; M_1 et R sont ciliés, les autres poils sont lisses ou rugueux. Soie accessoire s de l'abd. IV absente. Antennes/diagonale céphalique = 1,5 environ. Pour la conformation de la griffe voir GISIN 1964a: 663-667.

Stations :

Grotte de Gonsans, Gonsans, Roulans, Doubs, 15 exemplaires, 7.VI.1916 (Biospeologica n° 824).

Grotte des Faux-Monnayeurs, Mouthier-Hautepierre, Ornans, Doubs, 25 exemplaires, 28.IX.1917 (Biospeologica n° 875).

Idem, 3 exemplaires, 27.IV.1916 (Biospeologica n° 818).

Idem, 4 exemplaires, 31. VII.1917 (Biospeologica n° 874).

Idem, 10 exemplaires, 21.IV.1918 (Biospeologica n° 1240).

Idem, 2 exemplaires, 30.X.1920 (Biospeologica n° 1241).

Baume du Mont, Reugney, Amancey, Doubs, 10 exemplaires, 19.IX.1918 (Biospeologica n° 1243).

Grotte de Beure, dite Baume Martin, Beure, Besançon-sud, Doubs, 10 exemplaires, 30.IV.1916 (Biospeologica n° 884).

Idem, 15 exemplaires, 12.II.1918 (Biospeologica n° 1238).

Grottes du Sibiot, Ougney-Douvot, Roulans, Doubs, 30 exemplaires, 2.VI.1916 (Biospeologica n° 823).

Grotte des Orcières, Montivernace, Baume-les-Dames, Doubs, 5 exemplaires, 18.V.1916 (Biospeologica n° 822).

Grotte de Fourbanne, Fourbanne, Baume-les-Dames, Doubs, 2 exemplaires, 22.IV.1916 (Biospeologica n° 816).

Idem, 7 exemplaires, 2.VI.1916 (Biospeologica n° 817).

Grotte de Gondenans-Montby, Gondenans-Montby, Rougemont, Doubs, 2 exemplaires, 20.IV.1916 (Biospeologica n° 813).

Idem, 2 exemplaires, 14.V.1916 (Biospeologica n° 814).

Source Bergeret, Arcier, Besançon-nord, Doubs, 7 exemplaires, 21.X.1915 (Biospeologica n° 881).

Grotte de Maillot, Beure, Besançon-sud, Doubs, 25 exemplaires, 13.IX.1916 (Biospeologica n° 885).

Grotte Saint-Léonard supérieure, Besançon, Besançon-sud, Doubs, 2 exemplaires, 15.VIII.1913 (Biospeologica n° 883).

Grotte de Chenecey, Chenecey-Buillon, Quingey, Doubs, 6 exemplaires, 23.XII.1917 (Biospeologica n° 886).

Grotte Sainte-Catherine, Laval, Russey, Doubs, 3 exemplaires, 5.VIII.1916 (Biospeologica n° 878).

Grotte de Mémont, Mémont, Russey, Doubs, 12 exemplaires, 4.VIII.1916 (Biospeologica n° 879).

Grotte de Grange Mathieu, Chenecey, Doubs, 1 exemplaire, leg. H. Colin, 18.VIII.1968 (Kg305).

Idem, quelques exemplaires, leg. H. Colin, 15.VIII.1968 (Kg306).

Grottes de Gonvillars (rivière souterraine), Gonvillars, Héricourt, Haute-Saône, 3 exemplaires, 5.VI.1916 (Biospeologica n° 821).

Grotte de Cerre-les-Noroy, Cerre-les-Noroy, 10 km SE de Vesoul, Haute-Saône, 3 exemplaires, leg. H. Colin, 10.VII.1968 (Kg308).

Grotte des Equevillons, Montcey, 5 km E de Vesoul, Haute-Saône, 2 exemplaires, leg. H. Colin, 23.III.1969 (Kg311).

Grotte de Cravanche, Cravanche, Belfort, territoire de Belfort, 1 exemplaire, 10.VIII.1917 (Biospeologica n° 873).

RÉSUMÉ

Les auteurs décrivent huit espèces et une sous-espèce nouvelles du genre *Pseudosinella*, et donnent une redescription de *Ps. denisi*, des considérations phylogénétiques sur neuf de ces *taxa* et une caractérisation taxonomique sommaire de six autres espèces du même genre. Toutes ces espèces et la sous-espèce proviennent de grottes françaises.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Autoren beschreiben acht neue Arten und eine neue Unterart aus der Gattung *Pseudosinella*, geben eine Wiederbeschreibung von *Ps. denisi* sowie phylogenetische Überlegungen über neun dieser *Taxa* und eine summarische taxonomische Charakterisierung von sechs anderen Arten aus derselben Gattung. Alle diese Arten und die Unterart stammen aus französischen Höhlen.

SUMMARY

The authors describe eight new species and one new subspecies of the genus *Pseudosinella*, and present a redescription of *Ps. denisi*, some phylogenetic considerations about nine of these *taxa* and a summarised taxonomic characterisation of six other species of the same genus. All these species and the subspecies came from French caves.

BIBLIOGRAPHIE

- ABSOLON, K. 1901. *Über einige theils neue Collembolen aus den Höhlen Frankreichs und des südlichen Karstes*. Zool. Anz. 24: 82-90.
- BONET, F. 1931. *Estudios sobre Colémbolos cavernícolas con especial referencia a los de la fauna española*. Mem. Soc. españ. Hist. natur. 14: 231-403.
- BÖRNER, C. 1903. *Neue altweltliche Collembolen, nebst Bemerkungen zur Systematik der Isotominen und Entomobryinen*. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde Berlin: 129-182.
- CAROLI, E. 1914. *Primi Collemboli raccolti nella Libia italiana*. Ann. Mus. zool. Univ. Napoli s.n. 4: 1-10.

- CASSAGNAU, P. 1955. *Faune française des Collemboles. VI. Collemboles cavernicoles du Vercors*. Notes biospéol. 10: 35-40.
- CHRISTIANSEN, K. 1961. *Convergence and parallelism in cave Entomobryinae*. Evolution 15: 288-301.
- 1965. *Behavior and Form in the evolution of Cave Collembola*. Evolution 19: 529-537.
- CHRISTIANSEN, K. et D. CULVER, 1968. *Geographical variation and evolution in Pseudosinella hirsuta*. Evolution 22: 237-255.
- DALLAI, R. 1968. *Ricerche sui Collemboli. III. Nuovi reperti sull'Isola d'Ischia*. Atti Accad. Fisiocritici ser. 13, 17: 91-105.
- DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Cl. 1952. *Collemboles cavernicoles de la région méditerranéenne récoltés par M^{lle} O. Tuzet*. Notes biospéol. 7: 75-78.
- DENIS, J. R. 1924. *Sur la faune française des Aptérygotes (IV note)*. Arch. Zool. exp. gén. 62: 253-297.
- 1924a. *Sur la faune française des Aptérygotes. V. Note préliminaire*. Bull. Soc. entomol. France: 197-199.
- 1924b. *Sur la faune française des Aptérygotes (V note)*. Bull. Soc. zool. France 49: 554-586.
- 1931. *Collemboli di Caverne italiane*. Mem. Ist. ital. Speleol. (biol.) 2: 1-15.
- 1938. *Collemboli di Caverne italiane. Nota preventiva*. Grotte Ital. s. 2, 2: 1-6.
- 1938a. *Collemboles d'Italie principalement cavernicoles*. Boll. Soc. adriat. Sci. natur. Trieste 36: 95-165.
- 1948. *Sur la faune française des Aptérygotes (XXIII^e Note)*. Bull. sci. Bourgogne 11: 45-51.
- GINET, R. 1955. *Faune du Gouffre du Caladaire (Basses-Alpes)*. Notes biospéol. 10: 133-144.
- GISIN, H. 1944. *Materialien zur Revision der Collembolen. II. Weiteres Basler Material*. Mitt. schweiz. entomol. Ges. 19: 121-156.
- 1950. *Quelques Collemboles cavernicoles d'Italie du Nord*. Boll. Soc. entomol. ital. 80: 93-95.
- 1954. *Description de cinq espèces inédites de Collemboles*. Mitt. schweiz. entomol. Ges. 27: 49-52.
- 1960. *Collemboles cavernicoles de la Suisse, du Jura français, de la Haute-Savoie et de la Bourgogne*. Rev. suisse Zool. 67: 81-99.
- 1963. *Collemboles d'Europe. V*. Rev. suisse. Zool. 70: 77-101.
- 1963a. *Collemboles cavernicoles du Jura méridional et des Chaînes subalpines dauphinoises*. Ann. Spéléol. 18: 271-286.
- 1964. *Synthetische Theorie der Systematik*. Zeit. zool. Syst. Evol. forsch. 2: 1-17.
- 1964a. *Collemboles d'Europe. VII*. Rev. suisse. Zool. 71: 649-678.
- 1965. *Nouvelles notes taxonomiques sur les Lepidocyrtus*. Rev. Ecol. Biol. Sol 2: 519-524.
- 1965a. *Pseudosinella dobati n.sp., cavernicole nouveau de l'Alsace, et sur Onychiurus handschini hussoni Denis, nov. comb*. Rass. speleol. ital. 17: 1-2.
- 1966. *Signification des modalités de l'évolution pour la théorie de la systématique*. Zeit. zool. Syst. Evol. forsch. 4: 1-12.
- 1967. *La systématique idéale*. Zeit. zool. Syst. Evol. forsch. 5: 111-128.
- 1967a. *Deux Lepidocyrtus nouveaux pour l'Espagne*. Eos 42: 393-396.
- 1967b. *Espèces nouvelles et lignées évolutives de Pseudosinella endogés*. Mem. Est. Mus. zool. Univ. Coimbra 301: 1-21.

- GISIN, H. et M. M. DA GAMA, 1969. *Espèces nouvelles de Pseudosinella cavernicoles*. Rev. suisse. Zool. 76: 143-181.
- 1969a. *Deux espèces nouvelles de Pseudosinella cavernicoles*. Rev. suisse. Zool. 76: 289-295.
- JEANNEL, R. et E. G. RACOVITZA, 1910. *Énumération des grottes visitées 1908-1909 (troisième série)*. Biospeologica XVI. Arch. Zool. exp. gén. 5^e série, 5: 67-185.
- 1912. *Énumération des grottes visitées 1909-1911 (quatrième série)*. Biospeologica XXIV. Arch. Zool. exp. gén. 5^e série, 9: 501-667.
- 1914. *Énumération des grottes visitées 1911-1913 (cinquième série)*. Biospeologica XXXIII. Arch. Zool. exp. gén. 53: 325-558.
- 1918. *Énumération des grottes visitées 1913-1917 (sixième série)*. Biospeologica XXXIX. Arch. Zool. exp. gén. 57: 203-470.
- 1929. *Énumération des grottes visitées 1918-1927 (septième série)*. Biospeologica LIV. Arch. Zool. exp. gén. 68: 293-608.
- KSENEMAN, M. 1935. *Aptérygotes dans les environs des étangs de Lednice II*. Casopis nar. Mus. Odd. prirodov. 109: 39-65.
- NOSEK, J. 1962. *The Apterygotes from Czechoslovakian Soils. III. Collembola: Entomobryidae*. Zool. Listy 11: 161-182.
- RUSEK, J. 1961. *Eine neue Collembolenart aus den slowakischen Höhlen*. Beitr. Ent. 11: 21-23.
- SCHÄFFER, C. 1900. *Ueber württembergische Collembola*. Jahrb. Ver. Vaterl. Natk. Württemberg 56: 245-280.
- TÖRNE, E. VON. 1958. *Faunistische Befunde einer Untersuchung des Collembolenbesatzes im Exkursionsgebiet von Innsbruck*. Acta zool. cracov. 2: 637-680.
-

Araignées capturées dans des grottes de Tunisie et description de deux espèces nouvelles

par

Michel HUBERT

Laboratoire de Zoologie (Arthropodes)
Muséum national d'Histoire naturelle, Paris

Avec 7 figures et 2 tableaux dans le texte

La faune arachnologique des grottes de Tunisie est encore pratiquement inconnue; c'est pourquoi le matériel que nous avons étudié et qui a été collecté par MM. Aellen, Frainier et Strinati présente, malgré le petit nombre d'espèces représentées, un grand intérêt. La présence de deux espèces nouvelles: *Theridium aelleni* n. sp. et *Leptyphantes strinati* n. sp. que nous décrivons, justifie à elle seule cette courte note. Ce matériel appartient à la collection du Muséum d'Histoire naturelle de Genève et nous remercions vivement MM. le professeur V. Aellen et le Dr P. Strinati de nous en avoir confié l'étude.

Nous utilisons, dans ce travail, les abréviations suivantes: P.M.H. n° = préparation microscopique Hubert n° ...; gr. = grotte; subad. = subadulte; imm. = immature.

LISTE DES GROTTES

Gr. du Cheval, Zaghouan; gr. de Kef-el-Agab, Jendouba; gr. des Chauves-Souris, El Haouaria.

LISTE DES ESPÈCES

Fam. Sicariidae.

Loxosceles rufescens (Duf.).

Fam. Dysderidae.

Dysdera sp.

Fam. Theridiidae.

Theridium rufipes Luc.

Theridium aelleni n. sp.

Fam. Linyphiidae.

Leptyphantes strinati n. sp.

Fam. Tetragnathidae.

Meta bourneti Sim.

Fam. Agelenidae.

Tegenaria sp.

La liste des localités pour chaque espèce est la suivante:

ARANEAE

Fam. Sicariidae.

Gen. *Loxosceles* HEIN. et LOWE, 1832.

Loxosceles rufescens (Duf.).

Gr. du Kef-el-Agab, Jendouba, 2 ♂ subad., ♀, 2 imm., 7.10.1967 (STRINATI, FRAINIER et AELLEN).

Fam. DYSDERIDAE.

Gen. *Dysdera* LATREILLE, 1804.

***Dysdera* sp.**

Gr. des Chauves-Souris, El Haouaria, 6 imm., 3.10.1967 (STRINATI, FRAINIER et AELLEN).

Fam. THERIDIIDAE.

Gen. *Theridium* WALCKENAER, 1805.

Theridium rufipes Luc.

Gr. des Chauves-Souris, El Haouaria, 3 ♂, 5 ♀, 3 imm., 3.10.1967 (STRINATI, FRAINIER et AELLEN) P.M.H. 517.

Theridium aelleni n. sp. (fig. 1 à 4).

Gr. des Chauves-Souris, El Haouaria, ♂, ♂ subad., 2 ♀, 1 imm., 3.10.1967 (STRINATI, FRAINIER et AELLEN) P.M.H. 524.

♀ holotype. — *Abdomen* blanc-jaunâtre concolore à l'exception d'une petite tache mal délimitée blanc testacé sur la face dorsale juste avant le tubercule anal. *Céphalothorax* très légèrement plus foncé que l'abdomen, sans bordure; dépression médiane transversale. *Sternum* aussi long que large, blanc-jaunâtre très clair, orné d'une pubescence clairsemée et se terminant obtusément entre les hanches IV séparées par une distance au moins égale à leur diamètre. *Pièce labiale* plus large que longue légèrement plus foncée que le sternum et atteignant le tiers basal des lames-maxillaires, ces dernières étant environ deux fois plus longues que larges à la base et de la même couleur que la pièce labiale. *Yeux* MA plus petits que les LA et séparés entre eux par leur propre diamètre. Yeux postérieurs subégaux, les MP légèrement plus séparés entre eux que des LP. Trapèze des yeux médians plus large en arrière. Ligne antérieure vue de face légèrement procurvée; ligne postérieure vue de dessus procurvée et plus large que la ligne antérieure. Tous les yeux bordés de noir. Fémurs des *pattes ambulatoires* mutiques, de la couleur du céphalothorax, les autres articles plus foncés, fauve-rougâtre. Tous les tibias armés de deux épines dressées: l'une située au tiers basal, l'autre légèrement plus faible, située au quart apical. Hanches finement lisérées de fauve. Formule de longueur décroissante des pattes ambulatoires: I-IV-II-III soit en mm: 4,8 — 4,3 — 3,6 — 3.

Tableau de longueur des différents articles des pattes ambulatoires

	f.	pat. + ti.	mét.	ta.	Total
I	1,50	1,55	1,15	0,62	4,8
II	1,12	1,07	0,80	0,57	3,6
III	0,95	0,87	0,62	0,50	3
IV	1,37	1,40	0,95	0,55	4,3

Les mensurations de la patte-mâchoire sont les suivantes: fémur = 0,37 mm; patella + tibia = 0,30 mm; tarse = 0,35 mm. *Bandeau* convexe aussi haut que l'aire oculaire. *Chélicères* environ trois fois plus hautes que le bandeau; marge antérieure munie de trois dents longues et fines, la médiane un peu faible. *Colulus* absent. *Epigyne* (fig. 1). *Vulva* (fig. 2).

♂ allotype. — *Abdomen* globuleux, blanchâtre concolore, portant de longs poils clairsemés; longueur = 1,12 mm, largeur = 1 mm, muni vers l'avant d'une mince plaque concave antérieurement, finement carénée, appartenant à l'appareil stridulatoire (fig. 4). *Céphalothorax* de la même couleur que l'abdomen, orné de stries rayonnantes plus blanches que le reste du céphalothorax et d'une dépression thoracique médiane transversale. *Sternum* aussi long que large, se terminant en pointe obtuse entre les hanches IV, séparées par leur propre diamètre. *Pièce*

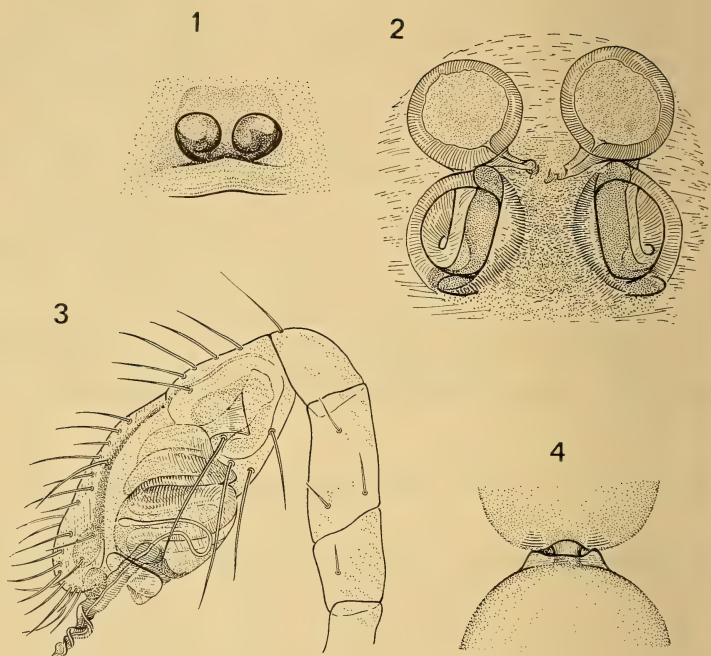


FIG. 1.

Theridium aelleni n. sp., ♀, épigyne.

FIG. 2.

Theridium aelleni n. sp., ♀, vulva.

FIG. 3.

Theridium aelleni n. sp., ♂, bulbe génital gauche, face externe.

FIG. 4.

Theridium aelleni n. sp., ♂, appareil stridulatoire.

labiale plus large que longue, de la même couleur que le sternum, largement rebordée et n'atteignant pas le milieu des lames-maxillaires. *Lames-maxillaires* environ deux fois plus longues que larges à la base, concaves, finement carénées, l'angle antéro-interne aigu. Trapèze des *yeux* médians plus étroit antérieurement; ligne antérieure vue de face, légèrement procurvée; ligne postérieure vue de dessus presque droite; yeux antérieurs à peu près équidistants; yeux MA plus petits que les LA; yeux postérieurs équidistants et subégaux. *Bandeau* convexe, plus haut que l'aire oculaire. Marges des *chêlicères* très obliques. *Pattes ambulatoires* blanchâtres concolores. Formule de longueur décroissante des pattes ambulatoires: I-IV-II-III, soit en mm 4,97; 3,79; 3,64; 2,82.

Tableau de longueur des différents articles des pattes ambulatoires

	f.	pat. + ti.	mét.	ta.	Total
I	1,40	1,70	1,25	0,62	4,97
II	1,02	1,20	0,87	0,55	3,64
III	0,85	0,85	0,62	0,50	2,82
IV	1,05	1,25	0,87	0,62	3,79

Bulbe génital (fig. 3).

Fam. LINYPHIIDAE.

Gen. *Leptyphantes* MENGE, 1886.

Leptyphantes strinatii n. sp. (fig. 5 à 7).

Gr. du Cheval, Zaghouan, 2 ♀, 2 imm., 5.10.1967 (STRINATI, FRANIER et AELLEN) P.M.H. 565.

♀ holotype. — *Abdomen* ovoïde de couleur claire, légèrement et progressivement plus foncé vers les filières, vu de dessus recouvrant la partie postérieure du céphalothorax; pubescence peu dense. Longueur = 2,12 mm; largeur = 1,62 mm. *Céphalothorax* fauve très clair, légèrement plus foncé vers la partie céphalique. Strie médiane thoracique longitudinale. Longueur = 1,37 mm; largeur = 1,12 mm. *Sternum* aussi large que long (L. = l. = 0,75 mm.) tacheté de gris et liséré de gris très foncé; prolongé en pointe obtuse entre les hanches IV; orné de quelques poils clairsemés; hanches séparés par un peu moins que leur propre diamètre. *Pièce labiale* concave, fortement rebordée, plus sombre que le sternum et soudée à celui-ci; aussi longue que large et n'atteignant pas le milieu des lames-maxillaires. *Lames-maxillaires* deux fois plus longues que larges à la base; plus claires que la pièce labiale et s'éclaircissant encore vers le sommet; ornées d'un point fauve

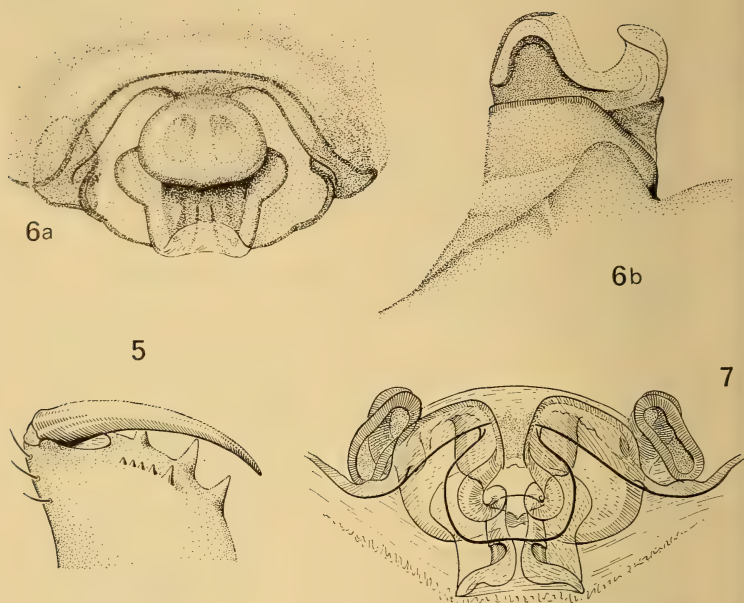


FIG. 5.

Leptyphantes strinatii n. sp., ♀, marges des chélicères, face interne.

FIG. 6.

Leptyphantes strinatii n. sp., ♀, épigyne: a) vue de face; b) vue de profil.

FIG. 7.

Leptyphantes strinatii n. sp., ♀, vulva.

obscur, assez fortement chitinisé, situé à la base du côté interne. *Chélicères* plus foncées que le bandeau; marges longuement obliques, l'interne portant 4 petites dents granuloformes et une dent basale beaucoup plus forte, l'externe armée de 3 dents, la médiane plus forte que les deux autres (fig. 5). *Bandeau* concave, plus haut que l'aire oculaire, finement liséré de sombre, de coloration plus claire

que les chélicères. Tous les *yeux* cerclés de noir; ligne postérieure, vue de dessus, légèrement récurvée, ligne antérieure fortement récurvée; yeux postérieurs à peu près équidistants, les MP plus grands que les LP; yeux MA beaucoup plus petits que les LA et séparés entre eux par une distance inférieure à leur rayon; yeux LA et LP anguleux et subcontigus. *Pattes ambulatoires* longues et effilées; fémur, patella et tibia plus clairs que tarse et métatarse, ces derniers fauve rougeâtre. *Epigyne* (fig. 6). *Vulva* (fig. 7).

Fam. TETRAGNATHIDAE.

Gen. *Meta* KOCH C. L., 1836.

***Meta bourneti* Sim.**

Gr. du Cheval, Zaghouan, 4 imm., 5.10.1967 (STRINATI, FRANIER et AELLEN).

Fam. AGELENIDAE.

Gen. *Tegenaria* LATREILLE, 1804.

***Tegenaria* sp.**

Gr. du Kef-el-Agab, Jendouba, 2 imm., 7.10.1967 (STRINATI, FRANIER et AELLEN).

Gr. des Chauves-Souris, El Haouaria, ♂ subad., 3 imm., 3.10.1967 (STRINATI, FRANIER et AELLEN).

F
ze
ac
tie
fo
H
m
de
m
F
te
E
A
S
p
F

Schillerradien des Enten-Spiegels im Raster-Elektronenmikroskop

von

H. DURRER und W. VILLIGER

Laboratorium für Elektronenmikroskopie der Universität Basel

(Mit 2 Abbildungen)

Die schillernden Federn der Armschwinge des Entenflügels haben zwei Funktionen zu leisten: Diejenigen Teile, welche zur Schillerfärbung beitragen, zeigen eine Abplattung der Zellen sowie eine Torsion um 90° in die Federebene, andere Elemente der Feder müssen den Zusammenhalt der Federfahne garantieren. Diese Anforderungen sind im Falle der Flugfedern des Entenspiegels auf folgende Weise gelöst: Die Farbstruktur ist nur in den äussersten Teilen der Hakenradien (HR) im Pennulum (P) (RUTSCHKE, 1966) enthalten (Distalmodifikation des Radius, Pennulumschiller). Die Drehung um 90° erfolgt somit erst in der Mitte des Radius, unmittelbar nach der Differenzierungszone (DR). Dadurch werden die abgeplatteten Zellen des Pennulums zu einer einheitlich schillernden Fläche in der Federebene geordnet. Die Basallamelle (BL) der Radien steht noch senkrecht zur Federfahne. Dies ermöglicht den Häkchen (H: Hamuli) der Differenzierungszone (DZ) in die Krempen (K) der darunter liegenden Bogenradien (BR) einzuhängen. So verzahnen sich die Federelemente zweier benachbarter Äste (A) und bilden die flugtüchtige Federfläche.

Das Raster-Elektronenmikroskop eignet sich wegen seiner grossen Tiefenschärfe, sowie der Dreh- und Kippmöglichkeit des Objektes ganz speziell, diese Phänomene darzustellen. Zur Verhinderung elektrostatischer Aufladungen werden Federteile im Hochvakuum mit einer leitenden Schicht (Kohle-Gold) bedampft.

Der Firma J. R. GEIGY A.G., Herrn Dr. E. MARTI und Fr. C. BRÜCHER möchten wir an dieser Stelle für die Ermöglichung dieser Untersuchung herzlich danken.

LITERATUR:

- ELSÄSSER, T. 1925. *Die Struktur schillernder Federn*. Journ. Ornith. 73: 337-389.
- RENSCH, B. 1925. *Untersuchung zur Phylogenese der Schillerstruktur*. Journ. Ornith. 73: 127-147.
- RUTSCHKE, E. 1966. *Die submikroskopische Struktur schillernder Federn von Entenvögeln*. Z. Zellforsch. 73a: 422-443.

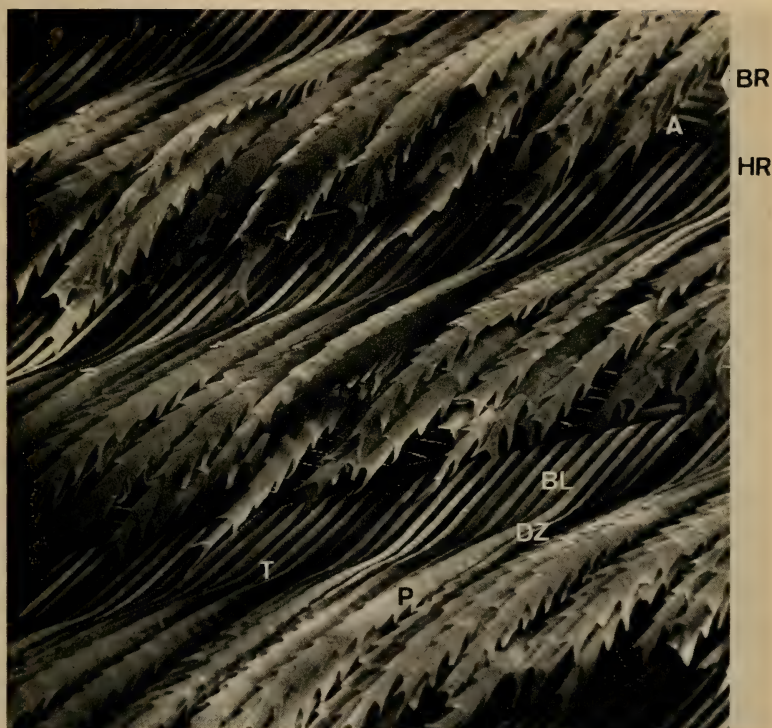


ABB. 1.

Ausschnitt einer Armschwinge der Stockente (*Anas platyrhynchos* L.) mit Distalmodifikation der Schillerradien (Pennulumschiller). Vergrößerung: 150: 1.
 BL: Basallamelle; DZ: Differenzierungszone; P: Pennulum (abgeplattete Zellen enthalten Schillerstruktur); T: Torsion um 90°; HR: Hakenradien; BR: Bogenradien; (von HR überdeckt); A: Ast (Ramus).



ABB. 2.

Detail der Verzahnung der Haken (H) der Hakenradial (HR) in die Krempen (K) der Bogenradial (BR), welche den Zusammenhalt der Federelemente garantiert.

Vergrößerung: 1200: 1.

N: Delle (Ort des Zellkerns, vor der Verhornung der abgeplatteten Radienzellen).

ZG: Zellgrenzen, der ineinander steckenden Radienzellen.

Über einige Diplopoden aus dem westlichen Kaukasus

von

Karl STRASSER

Trieste

Mit 7 Textabbildungen.

Die bulgarischen Biospeläologen St. Andreev und Ch. Deltchev hatten Gelegenheit, in zwei Höhlen des Bezirkes Soçi an der kaukasischen Schwarzmeerküste Diplopoden zu sammeln. Für Ueberlassung des interessanten Materials sage ich ihnen besten Dank. Die Holotypen wurden im Naturhistorischen Museum Genf deponiert, die Paratypen und das übrige Material befinden sich in meiner Sammlung.

Nematophora, fam. Antroleucosomidae

Caucaseuma n.g.

Gattung der Antroleucosomiden. 30 Segmente. Körper pigmentarm. Ocellen in normaler Anzahl. 3.-7. Beinpaar des Männchens verdickt und mit den bekannten Auszeichnungen. 9. Beinpaar ohne Coxalfortsatz. Die vorderen Gonopoden bilden ein Syngonopodit. Die hinten-aussen stehenden Telopodite sind weitgehend mit der syncoxalen Unterlage verwachsen und tragen am schmalen Ende dichten Fransenbesatz. Der syncoxale Abschnitt trägt vorn zwei teilweise miteinander verwachsene schildförmige Platten sowie zwei getrennte, parallele, hochragende und spitz auslaufende Arme. Hinten am Syncoxit eine tiefe Grube mit reichlicher Behaarung. Keine häutigen Ausstülpungen. Sternit mit behaartem Fortsatzlappen.

Hintere Gonopoden mit getrennten Coxiten, aussen an denselben sitzenden pigmentierten Telopoditrudimenten und je zwei peitschenförmigen distalen Fortsätzen.

Generotypus: *C. lohmanderi* n.sp.

Caucaseuma lohmanderi n.sp.

♂ und ♀ 16-17 mm lang, in der Körpermitte 1.8-1.9 mm breit (das 6. Segment des ♂ misst nur 1.55 mm Breite); 22-25 schwarze Ocellen im Trapez.

Graugelblich, mit leichter Bräunung der Stirn und der ersten Segmente. Clypeus beim ♂ abgeplattet, beim ♀ leicht gewölbt und samt Backen ziemlich dicht und lang behaart; Stirn glatt und glänzend, mit vereinzelt feinen Börstchen.

Prozonite mit feiner, regelmässiger, Metazonite mit etwas gröberer Netzstruktur. Seitliche Erweiterungen der Metazonite gross (weshalb sie schon als Seitenflügel bezeichnet werden müssen), nämlich fast ebenso breit wie lang, mit abgerundet-abgeschrägtem Vorderrand und geradem, normal zur Körperachse verlaufendem Hinterrand. Die Makrochaeten stehen auf grossen, halbkugeligen Knötchen, die ihrerseits auf flachen Beulen sitzen. Makrochaeten lang, die hinteren (längsten) übertreffen um das anderthalbfache die Länge des Metazonit. Makrochaetenformel (Körpermitte):

$$\frac{v.-h.}{v.-i.} = \frac{1}{1\frac{1}{2}}; \frac{Md.-i.}{i.-v.} = \frac{1}{3/4} \cdot \text{Makrochaetenwinkel } 110-120^\circ, \text{ wobei die}$$

vier vorderen Makrochaeten in einer Querreihe stehen.

Antennen ca. 2.8 mm lang, ausserordentlich schlank, das 3. und 5. Glied etwa $6\frac{1}{2}$ mal länger als am Ende breit. Das Gnathochilarium entspricht jenem der Gattung *Prodicus* (*albus* Strass.). Das Promentum ist streng dreieckig, etwas breiter als lang, unbeborstet.

3.-7. männl. Beinpaar verdickt, ohne Tarsalpapillen, mit den Auszeichnungen der Antroleucosomiden, nämlich 3. und 4. Beinpaar mit basalem Aussenfortsatz am Präfemur, 7. mit innerer basaler Anschwellung am Präfemur. Der schmale, säbelig nach innen gebogene Tarsus ist etwas länger als Präfemur + Femur zusammen und trägt eine reduzierte Krallen. Gegenüber der Gattung *Dacosoma* Tab., bei welcher die Beine überhaupt gedrungener sind, ist hervorzuheben, dass das Femur anderthalbmal länger als das Präfemur ist, nach innen gebogen und von grund- nach endwärts gleichmässig verbreitert. 8. und 9. Bp. mit Coxalsäcken, letzteres jedoch ohne Hüftfortsatz. 10. Bp. ohne Auszeichnung. Der Innenrand des 7. Pleurotergit des ♂ weist hinter der Mitte eine schwache Einbuchtung auf.

Das Syngonopodit der vorderen Gonopoden (Abb. 1-4) ist bedeutend höher als breit. Auf die vordere Sternitspange (v), die median einen spitz-dreieckigen, behaarten Fortsatz von häutig-elastischer Beschaffenheit (s) trägt, folgt der breite coxale Sockel (a), der die Basis für den hohen « Aufsatz » bildet. Dieser ist,

obwohl nur vorn am Grunde median verwachsen, ungewöhnlich komprimiert und zugleich vielgestaltig. Vorn kommen zwei gewölbte Schilde (*sc*) zu stehen, die distal in lange, nach hinten und innen gekrümmte Fortsätze (*x*) auslaufen. Mit den Schilden teilweise verwachsen streichen vorn zwei paramediane, spitzig auslaufende Arme (*br*) parallel weit nach hinten. Hinten enthält das Syngonopodit

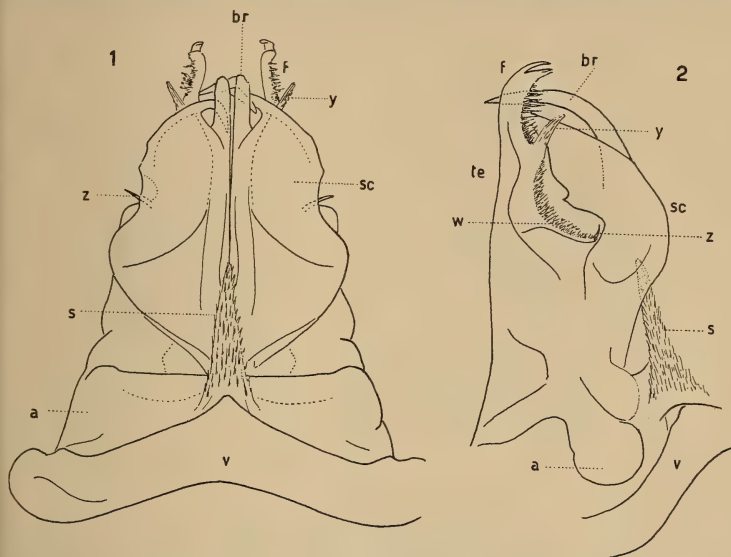


ABB. 1, 2.

Caucaseuma n.g. *lohmanderi* n.sp.

1—Syngonopodit der vorderen Gonopoden von vorn (unten). 2—dasselbe im Profil von aussen (Die Grundteile *v* und *s* sind etwas verschoben). *v* Sternit, *s* häutiger behaarter Sternitanhang, *a* Coxalsockel, *sc* gewölbte Schilde mit Endfortsatz *x*, *z* Seitenstachel, *br* vordere paramediane Fortsätze, *te* hintere Arme mit Endabschnitt *f*, *y* Faserfortsatz, *ca* hintere Höhlung, *w* Haarwulst.

eine tiefe Höhlung (*ca*), deren Seitenwände mit einem dichten Flor feiner Härchen bedeckt ist. In halber Höhe des Aufsatzes springen hier von der Seite her zwei ebenfalls behaarte Wülste (*w*) vor, die median zusammenstossen und eine Art Brücke bilden. Beiderseits der Höhle erheben sich, immer auf der Hinterseite des Syngonopodit und ziemlich weit aussen, zwei mit ihrer Unterlage verwachsene und nur ganz distal selbständige, geschwungene und sich verjüngende Arme (*te*), von welchen vorn je ein schräg distal und lateral gerichteter gefasertes Fortsatz (*y*) ausgeht. Das Ende der Arme (*f*) ist nach vorn gebogen, tief in mehrere Spitzen gespalten und vorn mit einem dichten Saum von Borsten und Fransen bedeckt.

Aus einer Vertiefung zwischen den vorderen Schilden (*sc*) und den hinteren Armen (*te*) ragen, in halber Höhe des Aufsatzes, zwei Dornfortsätze (*z*) nach aussen vor.

Die hinteren Gonopoden (Abb. 5, 6) bilden kein Podosternit; hinter dem Sternit (*v*), an welchem ein trachealer und ein coxaler Abschnitt zu unterscheiden sind, bleiben die Hüften (*co*) vollkommen getrennt. Sie tragen hinten-aussen einen

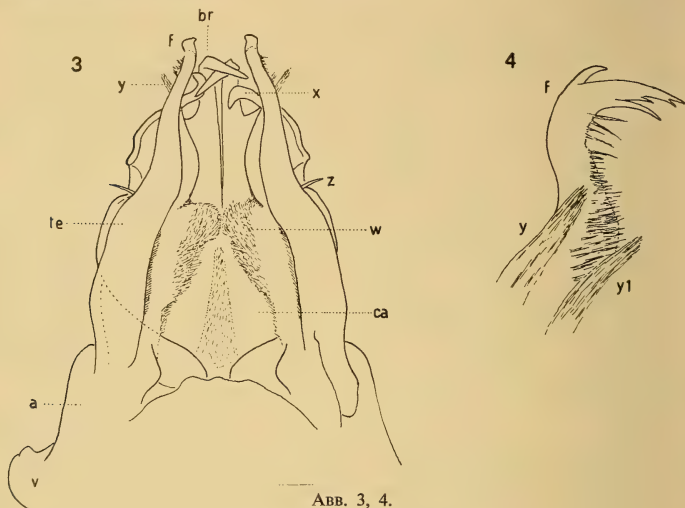


ABB. 3, 4.

Caucaseuma n.g. *lohmanderi* n.sp.

3—Syngonopodit der vorderen Gonopoden von hinten (oben). 4—Endteil des Armes *te* eines anderen ♂, stärker vergr. (An demselben sind nebeneinander zwei Faserfortsätze ausgebildet, *y* und *y1*). Sonst Bezeichnung wie vor.

warzigen Höcker als Telopoditrudiment (*te*) mit einem winzigen Endgliedchen (das auch fehlen kann) und, davon basal etwas abgerückt, eine kugelige Anhäufung dunklen Reduktionspigments. Distal verlängert sich die Hüfte innen in einen häutigen Wulst (*w*) und aussen in zwei lange, peitschenförmige Fortsätze (*x*, *y*), die hintereinander insertiert sind (vorn der kürzere, hinten der längere) und sich kreuzen. Die Telopodithöcker (*te*) stechen von ihrer gelblichen Umgebung durch kalkig-weiße Farbe ab.

Larven mit 28 Ringen — 13 mm lang, 18 schwarze Ocellen im Dreieck,

„ „ 26 „ — 9 mm „ 12 „ „

„ „ 23 „ — 6 mm „ 9 nur teilweise pigmentierte Ocellen,

„ „ 19 „ — 5 mm „ 3 un pigmentierte Ocellen.

VORKOMMEN: Höhle „Baribana“ beim Dorf Ilarionovka, Distr. Soči, SW-Kaukasus, 1 ♂ (Holotypus, Museum Genf), 1 ♂, 2 ♀, 2 Larven 28 R., 2 Larven 26 R., 1 L. 23 R., 1 L. 19 R. am 16.VII.1967, leg. St. Andreev; daselbst 1 ♂, 1 Larve 26 Ringe am 15.VII.1967, leg. Ch. Deltshev; Höhle „Voronzovski pešteri“ bei Ilarionovka, Bez. Soči, 1 ♀ am 18.VII.1967, leg. Ch. Deltshev.

Die Art ist dem Andenken an Hans Lohmander gewidmet, den hervorragenden Bearbeiter der Kaukasus-Diplopoden.

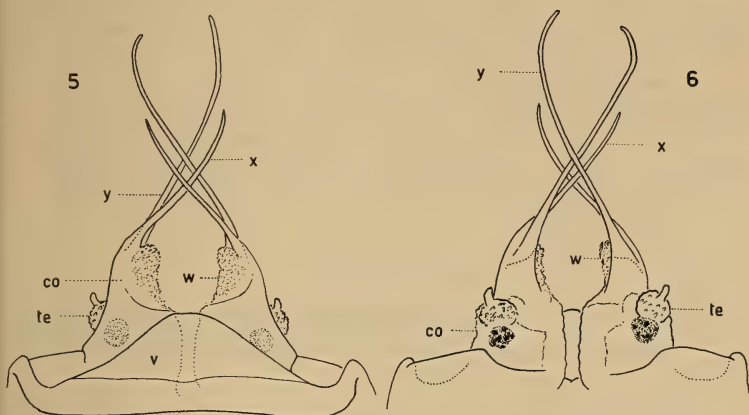


Abb. 5, 6.

Caucaseuma n.g. *lohmanderi* n.sp.

5—hintere Gonopoden von vorn. 6—hintere Gonopoden von hinten. v Sternit, co Coxit, te Telopoditrudiment, w häutiger innerer Hüftfortsatz, x, y peitschenförmige Hüftfortsätze.

Infolge Aufnahme der Gattung *Caucaseuma* in die Familie der Antroleucosomidae muss die von TABACARU (1967: 3) aufgesetzte Familiendiagnose nur in folgendem Punkt geändert werden: „9. Beinpaar des ♂ mit Coxalfortsätzen oder ohne solche“.

BEZIEHUNGEN. Ausser durch das Fehlen der Coxalfortsätze am 9. männlichen Beinpaar unterscheidet sich *Caucaseuma* von den anderen Gattungen der Antroleucosomiden (vgl. die schöne Monographie von TABACARU, 1967) wie folgt:

Nach den vorderen Gonopoden: *Bulgardicus* weist nur ein breites Syncoxit auf, während Telopodite fehlen. *Bulgarosoma* hat in der Mediane gänzlich verschmolzene Coxite, die als „unpaarer Aufsatz“ über die Telopodite weit vorragen; vorn am Aufsatz ist ein Triangulum ausgebildet. Bei den anderen Gattungen, *Prodicus* (einschl. *Paraprodicus*), *Antroleucosoma*, *Dacosoma*, sind die vorderen Gonopoden zwar sehr verschieden gestaltet, doch kommt vorn am Syncoxit-

abschnitt höchstens ein Fortsatzpaar vor (bei *Caucaseuma* deren zwei, *sc* und *br*), die Telopodite sind seitlich angeordnet und es fehlt ein Sternitlappen.

Nach den hinteren Gonopoden: *Caucaseuma* ist die einzige Gattung, die vollkommen getrennte Coxite aufweist. Bei *Dacosoma* und *Antroleucosoma* bilden die Hüften mit einem hochragenden medianen Sternitfortsatz ein Podosternit, bei *Bulgardicus*, *Prodicus* und *Bulgarosoma* sind die Hüften bzw. deren innere Fortsätze

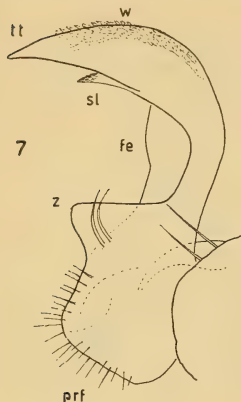


ABB. 7.

Brachydesmus (*Lophobrachydesmus*) *furcatus exiguus* n. subsp. Gonopod von aussen. *prf* Präfemur, *fe* Femur, *tt* Tibiotarsus, *sl* Solänomerit, *z* Femurzacken, *w* Härchenwulst auf der Medialseite.

median wenigstens am Grunde verwachsen. Bei keiner anderen Gattung kommen an den Hüften lange, peitschenförmige Fortsätze vor.

Man kann nur staunen über die ungeheure Entfaltungskraft, die in den Coxen schlummert und die uns im Syngonopodit von *Caucaseuma* eine kaum zu überbietende Vielfältigkeit und Komplexität vorführt. Dabei ist zu beachten, dass die einzelnen Gebilde ungewöhnlich komprimiert und nahe zusammengerückt sind, was zu deren Verwachsung geradezu herausfordert. Dass eine solche nur beschränkt eingetreten ist, kennzeichnet *Caucaseuma* als primitive Gattung. Diese Aussage wird noch durch die hinteren Gonopoden bestärkt, an welchen, als einziger Gattung der Antroleucosomiden, die Coxen noch ganz selbständig sind. Die sonst ebenfalls unbekannten peitschenförmigen Fortsätze an denselben sind zweifellos Stimulationsorgane und können als Vorläufer von Pseudoflagella betrachtet werden.

Polydesmida, fam. Polydesmidae

Brachydesmus (*Lophobrachydesmus*) *furcatus exiguus* n. subsp. (Abb. 7) ♂ 8.5 mm lang, 0.8 mm breit; ♀ 9 mm lang, 0.85 mm breit.

Unterscheidet sich von *B. furcatus furcatus* Lohm. (1936) durch:

1. geringere Grösse und besonders Breite (*B. f. furcatus* ♂ ca. 10 und 1.25 mm)
2. breiteren Tibiotarsus (*tt*) und viel kürzeres Solänomerit (*sl*), das vom Ende des Tibiotarsus weit entfernt bleibt.
3. den stumpferen Zacken (*z*) an der Grenze zwischen Präfemur und Femur.
4. das Fehlen eines lateralen Härchenfeldes am Grund des Tibiotarsus, während das distale, viel grössere Härchenfeld (*w*) dieselbe Lage und Ausdehnung hat.

VORKOMMEN. *B. furcatus furcatus* stammt aus dem Kuban-Gebiet des nord-westlichen Kaukasus und wurde auf einer Wiese gefunden. *B. furcatus exiguus* wurde in der Höhle „Baribana“ beim Dorf Ilarionovka des Bezirkes Soçi im südwestlichen Kaukasus gesammelt u.zw. 1 ♂ (Holotypus, Museum Genf), 1 ♀ und 1 männl. Larve mit 18 Ringen am 15.VII.1967, leg. Ch. Deltshv.

Oberirdisch wurden ferner in der Nähe des Dorfes Ilarionovka gesammelt: *Pachyiulus foetidissimus* (Mural.), 1 ♀ am 14.VII.1967.

Nemasoma caucasicum (Lohm.), 3 ♂ am 14.VII.1967 (♂ 7.25 mm, 35 S., 57 Bp.)

Metaleptophyllum (?) sp., 1 ♀ am 14.VII.1967.

ZUSAMMENFASSUNG

Beschreibung einer neuen Gattung und einer neuen Art sowie einer neuen Unterart höhlenbewohnender Diplopoden aus dem westlichen Kaukasus.

RÉSUMÉ

Description d'un nouveau genre, d'une nouvelle espèce et d'une nouvelle sous-espèce de Diplopodes cavernicoles du Caucase occidental.

SUMMARY

Description of a new genus, a new species and a new subspecies of cavernicolous Diplopoda from Western Caucasus.

SCHRIFTEN

- LOHMANDER, H. 1936. *Über die Diplopoden des Kaukasusgebietes*. Göteborgs Handlingar, B, 5 (1): 1-196.
- TABACARU, I. 1967. *Beiträge zur Kenntnis der cavernicolen Antroleucosomiden (Diplopoda, AscospERMOPHORA)*. Intern. Journal Speleology, Lehre. 3: 1-31.

Beseitigung eines Homonyms in der Gattung Hypogastrura (*Insecta: Collembola*)

von

Josef NOSEK und Stanko ČERVEK

Virologisches Institut der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften,
Bratislava Biologisches Institut der Universität Ljubljana

Gemäss den Artikeln 57 und 59 des „International Code of Zoological Nomenclature (1961)“ wird die Art

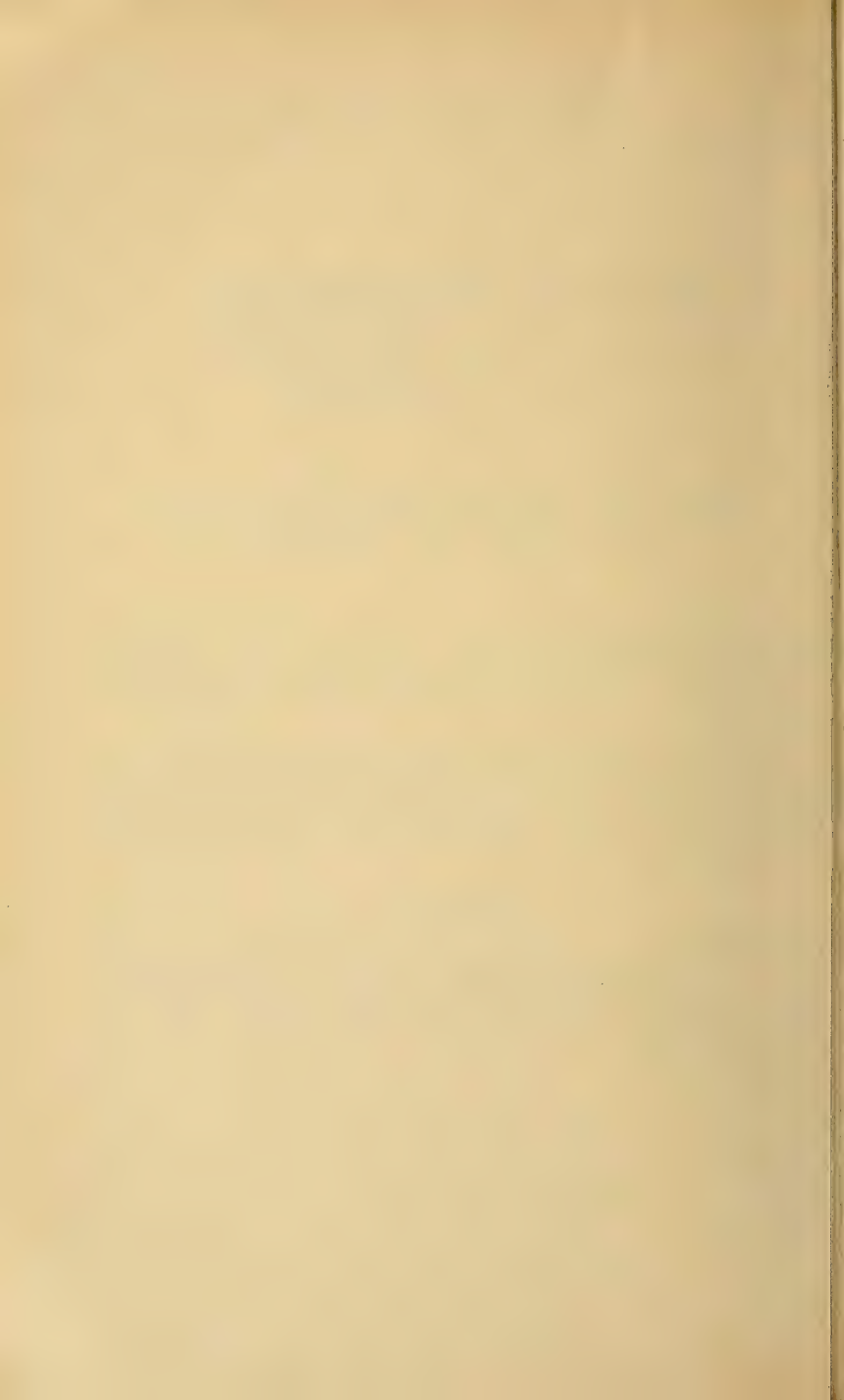
Hypogastrura (Ceratophysella) meridionalis Nosek und Červek, 1967, umbenannt in

Hypogastrura (Ceratophysella) neomeridionalis Nosek und Červek.

Diese neue Benennung ist nötig, da der frühere Artnamen präokkupiert ist; siehe *Hypogastrura (Hypogastrura) meridionalis* Steiner, 1955. Gleichzeitig werden zwei Paratypen in Form von zwei Dauerpräparaten im Muséum d'Histoire naturelle de Genève deponiert.

LITERATUR

- NOSEK, J. und S. ČERVEK. 1967. *A new species of springtail from the mediterranean region Hypogastrura (Ceratophysella) meridionalis* sp. n. (*Collembola: Hypogastruridae*). Acta Soc. Zool. Bohemoslov. 31: 245-249.
- STEINER, W. 1955. *Beiträge zur Kenntnis der Collembolenfauna Spaniens*. Eos, Madrid 31: 323-340.
-



L'organisation sociale des bandes vagabondes d'oiseaux dans les Andes du Pérou central

par

François VUILLEUMIER ¹

Avec 3 figures dans le texte et 7 tableaux.

INTRODUCTION

Les forêts tropicales sont souvent le théâtre du passage rapide et bruyant d'une troupe d'oiseaux de plusieurs espèces, étroitement associées dans la recherche des insectes constituant leur nourriture principale. Le lecteur est renvoyé aux travaux de STRESEMANN (1917) et de RAND (1954) pour de plus amples informations sur la répartition géographique de ces bandes vagabondes mixtes. Le problème qui nous intéresse ici est celui de l'organisation sociale de ces groupes. Ce comportement a été étudié par plusieurs auteurs, en particulier par MOYNIHAN, qui a publié une série d'articles sur le sujet (1960, 1962, 1968; voir aussi SHORT, 1961, et VUILLEUMIER, 1967). En dépit de ces travaux la compréhension de nombreux détails de l'intégration sociale et écologique des bandes vagabondes est encore incomplète à cause du manque de données sur la composition de nombreux types de bandes mixtes.

Je me propose de contribuer à combler cette lacune en décrivant dans cet article les troupes observées lors d'un séjour dans les forêts andines du Pérou central. L'avifaune de cette région, comme d'ailleurs son homologue dans d'autres zones des cordillères, est remarquable par la prépondérance d'espèces se joignant à des bandes vagabondes. La moitié environ des espèces de l'ordre des Passereaux participent à de telles associations. Ce comportement social n'a pu manquer

¹ Biology Department, University of Massachusetts, 100 Arlington Street, Boston, Massachusetts 02116, U.S.A.

d'attirer l'attention des ornithologistes visitant les forêts de montagne le long des Andes, et pourtant la composition spécifique et la structure sociale de ces troupes ne semblent pas avoir été analysées auparavant.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier vivement M^{me} María Koepcke, qui m'a suggéré la région de Huánuco pour l'étude de certains oiseaux andins et m'a aidé dans la détermination de plusieurs espèces, et M. Lester L. Short, qui m'a autorisé à citer certaines observations qu'il fit au Pérou. Mes recherches sur l'écologie et l'évolution des oiseaux andins ont été rendues possible par l'aide financière de la Bourse fédérale de voyages de la Société helvétique des sciences naturelles, de la National Science Foundation des Etats-Unis (subventions G-19729 et GB-3167 administrées par le comité de biologie évolutive de l'université Harvard), et du Frank M. Chapman Memorial Fund (American Museum of Natural History, New York).

RÉGION ÉTUDIÉE

Les observations décrites plus bas furent effectuées dans un secteur forestier situé entre 2300 et 2400 mètres d'altitude en dessous du col de Carpish, le long de la route menant de la ville de Huánuco à celle de Tingo María (département de Huánuco, Pérou central). La région de Carpish appartient à la zone orientale des cordillères andines. Elle est soumise à l'influence du régime des vents atlantiques et reçoit par conséquent des précipitations abondantes. La condensation de l'humidité atmosphérique élevée, due à l'effet des basses températures régnant à cette altitude, entraîne la formation quotidienne de bancs de brouillard. Ces conditions climatiques super-humides et fraîches sont propices au développement d'une couverture forestière particulière, appelée cloud forest par les auteurs anglo-saxons.

A Carpish cette forêt est composée d'arbres d'une hauteur moyenne de 7 à 9 mètres, et maximum d'une quinzaine de mètres (fig. 1 et fig. 2). L'humidité constante permet la croissance exubérante de plantes épiphytes, en particulier lichens, mousses, fougères, broméliacées et orchidées, qui couvrent tronc et branches de chaque arbre d'un véritable manteau vert et spongieux, au travers duquel l'eau suinte goutte à goutte. L'intérieur de la forêt est très sombre, car la couronne des arbres (feuillage et épiphytes combinés) forme une sorte de toit filtrant le peu de lumière solaire perçant un ciel nuageux. C'est pour cette raison, sans doute, que la strate basse buissonneuse ou herbacée est en général peu développée. La marche en forêt n'en est pas moins lente et pénible, car les pentes sont fortement inclinées et l'on risque à tout instant de glisser sur un tronc pourri ou sur l'humus visqueux qui cachent les anfractuosités du terrain rocailleux.

GOODSPEED et STORK (1955) ont donné quelques détails sur la composition floristique des forêts de Carpish. Il suffit de mentionner ici trois plantes dont l'abondance et la présence contribuent de manière appréciable à la physionomie de la forêt. Ce sont les fougères arborescentes, les bambous (*Chusquea*) et les *Cecropia* (fig. 1 et fig. 2). Fougères arborescentes et *Cecropia* sont distribués



FIG. 1.

Forêts de montagne à Carpish, Huánuco, Pérou, alt. 2400 mètres. Vue vers l'amont. Les brouillards cachent les sommets de l'arrière plan. L'arbre élevé au premier plan est un *Cecropia* sp.

isolément, les premiers dans le sous-bois, les seconds s'élevant fréquemment au-dessus du niveau moyen de la couronne des arbres. Les bambous, par contre, forment de petits bosquets, surtout le long des clairières naturelles ouvertes par les glissements de terrain, nombreux dans la région.

MÉTHODES D'OBSERVATION

Du 28 au 30 mai 1965 j'ai consacré 20 heures à l'observation des oiseaux à Carpish. Chacun des trois jours a été passé à parcourir un secteur de route d'environ 3 kilomètres de long et d'une profondeur variant entre 50 et 100 mètres de part et d'autre de la route. J'estime la surface totale explorée de cette façon à 20 hectares environ.

Chaque fois que j'ai repéré une bande vagabonde mixte j'ai déterminé les espèces participantes, compté le nombre d'individus et pris des notes sur le comportement et l'écologie des oiseaux. Chaque troupe fut observée pendant un minimum de quatre ou cinq minutes et un maximum de dix à quinze minutes. Mes efforts pour suivre une bande mixte pendant plus de quinze minutes consé-

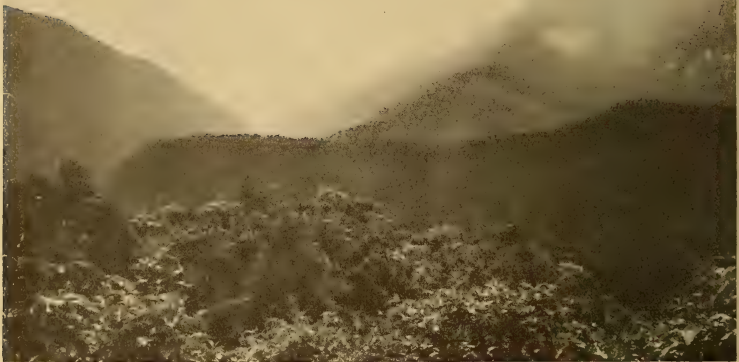


FIG. 2.

Forêts de montagne à Carpish, Huánuco, Pérou, alt. 2400 mètres. Vue vers l'aval.
Les plantes les plus sombres du premier plan sont des bambous (*Chusquea* sp.)

cutives ont échoué car les difficultés du terrain mentionnées plus haut rendaient impossible la marche rapide en forêt.

Comme je n'ai collecté aucun oiseau toutes les déterminations ont été faites par observation directe avec des jumelles 7 × 35. Pour chaque espèce qui ne m'était pas déjà familière sur le terrain j'ai fait un ou plusieurs dessins et pris des notes détaillées au moment même de l'observation. J'ai pu déterminer la plupart des espèces en comparant mes notes et dessins avec les spécimens du Museo de Historia Natural « Javier Prado » à Lima quelques jours après mon séjour à Carpish, alors que les observations étaient encore fraîches dans ma mémoire. Les autres espèces furent identifiées immédiatement après mon retour aux Etats-Unis, environ deux semaines plus tard, avec l'aide des collections du Museum of Comparative Zoology à Harvard et celles de l'American Museum of Natural History à New York. J'ai pu déterminer 20 des 24 espèces observées dans des

bandes mixtes. Les 4 espèces restantes ne purent être déterminées que jusqu'au genre. L'incertitude régnant au sujet de l'identification spécifique de ces quatre espèces ne pose aucun obstacle sérieux pour une analyse de la structure sociale des bandes de Carpish.

LISTE DES ESPÈCES OBSERVÉES DANS LES BANDES MIXTES

La séquence des familles et la nomenclature utilisées dans la liste qui suit sont celles de DE SCHAUENSEE (1966), à une exception près (*Diglossa mystacalis*, traitée par cet auteur comme une sous-espèce de *D. lafresnayii*; le lecteur est renvoyé à ma révision de *Diglossa* pour plus de détails, voir VUILLEUMIER, 1969, p. 18-23).

FURNARIIDAE

Cranioleuca (? *antisiensis* (Sclater))

Une espèce de taille moyenne avec le dessus de la tête et les joues grisâtres séparés l'un de l'autre par un sourcil blanc bien visible; dos et queue roux vif, dessous brunâtres avec quelques stries sur la poitrine. Il s'agit probablement de *Cranioleuca antisiensis* immature.

Cette espèce fut observée à deux reprises, chaque fois un sujet isolé, dans des troupes mixtes, jamais en dehors. Les oiseaux vus à Carpish ne fréquentaient que la couronne d'arbres élevés. Ils grimpent aux troncs avec aisance, même parfois la tête en bas, et rappellent par ce comportement les sittelles *Sitta* sp. Aucun cri ne fut entendu.

KOEPCKE (1961) a noté que sur le versant occidental des Andes péruviennes *C. antisiensis* se joint souvent à d'autres espèces pour former des troupes mixtes, en particulier à un autre Furnariidae, *Leptasthenura pileata* Sclater. Il semblerait donc que l'espèce fut régulièrement attirée au sein de bandes mixtes, mais son comportement discret semble peu propice à en faire une espèce importante pour la cohésion des bandes.

Pseudocolaptes boissonneautii (Lafresnaye)

Cette espèce d'assez grande taille pour un Furnariidae est facilement reconnaissable sur le terrain à son « collier » blanc, qui paraît gonflé et contraste nettement avec le brun foncé de la tête, le brun tacheté de la poitrine et du cou et le roux foncé du croupion et de la queue. De près, on remarque de fines stries pâles sur le sommet de la tête et sur le dos.

P. boissonneautii fut noté à deux reprises dans des troupes mixtes (deux individus chaque fois) mais pas en dehors. LESTER SHORT (*in litt.*) a aussi observé

cette espèce à Carpish dans une bande mixte qui comprenait en outre *Buthraupis montana*, *Tangara* sp. et *Chlorornis riefferii*.

J'ai vu cette espèce rechercher sa nourriture aussi bien dans les buissons bas que dans la strate moyenne ou la couronne des arbres. Le plus souvent ces oiseaux avancent sur les branches par sauts, avec le corps maintenu horizontalement et perpendiculairement à l'axe de la branche. Une ou deux fois seulement j'ai vu *P. boissonneautii* grimper à un tronc d'arbre comme le ferait un Picidae ou un Dendrocolaptidae, mais ce comportement fut de courte durée. Les cris émis par cette espèce peuvent être transcrits par des *tick* secs et sonores, qui rappellent ceux du Thraupidae *Chlorornis riefferii*.

Le comportement de *P. boissonneautii* ne semble pas prédisposer cette espèce à jouer un rôle social important au sein des bandes mixtes.

COTINGIDAE

Pipreola arcuata (Lafresnaye)

Ce beau cotinga est vert dessus et barré de noir et blanc-jaunâtre dessous. La tête du mâle est noire avec des reflets violet foncé, celle de la femelle verte. Le bec est rose pâle, les pattes rose corail. Une seule paire de ces oiseaux fut observée au voisinage d'une bande mixte, à laquelle ils ne semblaient pas participer activement. Aucun cri ne fut entendu. Il semble douteux que cette espèce soit socialement importante dans les troupes mixtes. Il est plus probable que *P. arcuata* ne se joigne qu'occasionnellement à de telles bandes, car son régime frugivore rend cette espèce différente écologiquement des autres espèces de Carpish, qui se nourrissent surtout d'insectes (sauf *Diglossa mystacalis* qui suce le nectar des fleurs).

TYRANNIDAE

Pyrhormias cinnamomea (Lafresnaye et d'Orbigny)

Ce petit tyran est roux ocré vif sur la gorge, les côtés du cou et de la poitrine, et brun olive sobre sur le reste du corps. Une barre alaire et la bordure des rémiges roux vif sont visibles sur le terrain, tandis que le croupion pâle et la tache occipitale jaune ne le sont pas.

L'espèce fut décelée quatre fois dans des bandes mixtes, jamais en dehors. Elle se tient en évidence sur un perchoir, aussi bien dans la végétation basse que dans la strate moyenne ou la cime des arbres, d'où elle effectue de rapides vols pour capturer un insecte avant de revenir à son point de départ. Ce comportement de chasse combiné aux cris sonores et fréquents (des trilles roulés: *tzirrr*) et aux contrastes de couleur dans un plumage sombre font de *P. cinnamomea* une espèce dont le rôle social dans les bandes mixtes doit être important. Il est probable que cette espèce attire d'autres espèces au sein des bandes par son comportement

voyant. Les individus de *P. cinnamomea* ne paraissent pas s'associer en groupes intraspécifiques au sein des bandes mixtes, mais restent relativement isolés les uns des autres.

TURDIDAE

Entomodestes leucotis (Tschudi)

De loin ce Turdidae d'assez grande taille paraît bariolé de brun, blanc et noir; de près on remarque le dos marron, les joues blanc pur, une zone blanche aux flancs, les coins de la queue blancs, tandis que le reste du plumage est noir. La longue queue tachée de blanc et les ailes noires et blanches sont les caractères les plus saillants au vol.

J'ai observé *E. leucotis* à une reprise dans une bande vagabonde, jamais en dehors; les deux individus se tenaient dans la couronne de hauts arbres et émettaient régulièrement des *kunnngg* très sonores et prolongés, à résonance « métallique » particulière. Ces appels curieux révèlent la présence de l'espèce bien avant qu'on puisse la voir. Il est intéressant de noter en passant que l'espèce allopatrique voisine *E. coracinus* possède probablement une vocalisation semblable. GOOD-FELLOW (1901) remarque à propos de *E. coracinus*: « Our attention was attracted by their metallic sounding call-note, uttered at intervals » (p. 311-312).

PARULIDAE

Myioborus melanocephalus (Tschudi)

Aisément reconnaissable à ses dessous jaune vif, son cercle oculaire jaune, sa tête noire et sa queue étagée aux rectrices externes blanches, *M. melanocephalus* paraît l'espèce la plus commune des bandes mixtes et peut-être l'une des plus communes de l'avifaune de Carpish. Le plus souvent des groupes de 3 à 4 sujets furent observés, une fois seulement un individu isolé. Les petits groupes de *M. melanocephalus* étaient toujours accompagnés par d'autres espèces. En fait, j'appris rapidement à détecter la présence d'une bande vagabonde mixte par les cris incessants de *M. melanocephalus*. Ces cris sont des *tsit* ou *tsisisit* de tonalité élevée, répétés sans cesse, qui attirent l'attention par le fait même de cette double qualité acoustique de ton et répétition. Les oiseaux eux-mêmes sont en perpétuelle agitation, se fauflent à travers le feuillage par petits sauts et courts vols, explorent la végétation en quête d'insectes, et attrapent souvent ces derniers au vol à la manière de gobe-mouches (Muscicapidae) ou de tyrans (Tyrannidae). On les voit à tous les niveaux de la forêt, depuis la couronne des arbres jusqu'aux buissons bas.

Cette extraordinaire « présence » visuelle et acoustique et la sociabilité intraspécifique marquée de *M. melanocephalus* font évidemment une espèce d'importance considérable pour le maintien de la cohésion des bandes mixtes de Carpish.

Myioborus sp.

Je vis à une reprise un individu d'une espèce de *Myioborus* accompagnant *M. melanocephalus* et s'en distinguant par le cercle oculaire blanc interrompu. Il pourrait s'agir de *Myioborus brunniceps* (Lafresnaye et d'Orbigny) mais cette espèce n'a pas été signalée au Pérou, du moins à ma connaissance. Sa présence au Pérou ne serait guère surprenante en vue de sa distribution en Bolivie, mais ceci doit évidemment être confirmé par des spécimens.

Basileuterus luteoviridis (Bonaparte)

Cette fauvette américaine est de taille légèrement supérieure à celle des espèces du genre *Myioborus* et en diffère encore par son aspect plus lourd et lent et sa couleur vert olivâtre rehaussée d'un sourcil jaune vif. *B. luteoviridis* fut observé en petits groupes de 2 à 4 oiseaux en association proche avec *Myioborus melanocephalus*. Je vis toutefois un sujet de *B. luteoviridis* en dehors de troupes mixtes.

B. luteoviridis ressemble beaucoup à un Thraupidae lorsqu'il se déplace assez furtivement dans la végétation moyenne et basse, ses zones de chasse favorites. Les cris émis sont des *tèk* secs et « métalliques », quelquefois répétés en *tèlèk* ou *tèktèlèk*. Bien que plus discrète dans ses mouvements que *Myioborus melanocephalus* cette espèce semble jouer un rôle actif dans les bandes mixtes de Carpath. En effet, elle recherche la compagnie de *M. melanocephalus* et reste en proche contact avec cette dernière. Par contact j'entends ici simplement proximité physique d'individus des deux espèces, car je n'ai pas observé de comportement direct entre les deux, seulement ce qui m'a semblé être une tolérance relativement neutre, ni « amicale » ni « hostile ».

COEREBIDAE

Diglossa mystacalis Lafresnaye

Cette espèce d'assez petite taille, noire avec une moustache blanche s'élargissant en une bande pectorale brune, une touffe axillaire blanchâtre et les sous-caudales marron, fut notée à une reprise dans une bande mixte (un sujet isolé) et à deux reprises en dehors. *D. mystacalis* se déplace rapidement dans la végétation moyenne et basse où elle reste souvent à moitié cachée par le feuillage tandis qu'elle visite les fleurs à la recherche de nectar. D'après mes observations, je crois pouvoir conclure que *D. mystacalis* n'est pas un participant actif aux bandes mixtes de Carpath, car l'espèce semble ne joindre ces troupes que de façon temporaire et sans montrer d'intérêt envers les autres espèces de la bande.

THRAUPIDAE

Tangara nigroviridis (Lafresnaye)

Cette espèce de taille moyenne, de couleur vert pâle, avec un masque noir et de petites taches noirâtres sur le ventre et la poitrine fut observée à deux reprises dans des bandes mixtes, jamais en dehors. Les oiseaux se tenaient dans la couronne des arbres. *T. nigroviridis* m'a paru être un participant actif qui recherchait la compagnie d'autres espèces.

Tangara vassorii (Boissonneau)

Ce Thraupidae est de la même taille que le précédent et possède aussi un masque noir, mais s'en distingue par son plumage bleu intense. *T. vassorii* fut observé dans la couronne des arbres, et toujours dans des bandes mixtes. Cette espèce est un membre actif des troupes mixtes. Bien que mes observations soient trop peu détaillées pour conclure que *T. vassorii* est suivi par d'autres espèces il n'y a aucun doute que cette espèce recherche une association avec d'autres espèces.

Iridosornis reinhardtii Sclater

Cet oiseau est d'observation facile car il reste souvent relativement immobile et bien en vue, à l'encontre de beaucoup d'autres espèces de Thraupidae qui ont davantage tendance à se faufiler à moitié cachés dans le feuillage. *I. reinhardtii* a le corps bleu foncé avec des reflets veloutés et la tête noire avec une bande jaune-orangé vif sur la nuque. J'ai vu cette espèce trois fois dans des bandes mixtes et une fois en dehors. Les cris sont des *pitt* sonores qui permettent d'identifier l'espèce de loin. La zone médiane et basse des arbres semblent être fréquentées à l'exclusion de la couronne.

I. reinhardtii semble jouer un rôle plutôt effacé dans les bandes mixtes, en dépit de son plumage voyant et de ses cris sonores.

Anisognathus lacrymosus (Du Bus)

Ce Thraupidae de taille moyenne, bleu dessus et jaune vif dessous, se distingue d'autres espèces ayant le même type de coloration par une petite tache jaune post-oculaire. Je ne vis *A. lacrymosus* qu'une seule fois, dans une bande mixte. Les deux sujets se déplaçaient dans la partie moyenne des arbres. Il est probable que cette espèce ne joue qu'un rôle secondaire dans les bandes de Carpish.

Anisognathus flavinuchus (Lafresnaye et d'Orbigny)

Une autre espèce aux couleurs contrastées, *A. flavinuchus* se reconnaît à son masque noir, ses dessus noirâtres avec un reflet bleuté, et le sommet de la tête et dessous du corps (du menton aux sous-caudales) jaune vif. Je ne vis *A. flavinuchus* qu'une fois (un individu) dans une bande mixte, fréquentant la partie élevée des arbres. Il est probable que cette espèce, comme *A. lacrymosus*, joue un rôle secondaire dans les bandes mixtes.

Buthraupis montana (Lafresnaye et d'Orbigny)

La détermination de cette espèce est rendue facile par sa grande taille (pour un Thraupidae), sa tête noire, ses dessus d'un bleu brillant, ses dessous d'un jaune vif et, de près, son œil rouge. J'ai observé deux groupes de *B. montana*, l'un de trois sujets et le second de six, chaque fois dans une bande mixte. Les trois oiseaux mangeaient des fruits (ou fleurs ?) de *Cecropia* sp. Je n'ai vu l'espèce que dans la partie la plus élevée des arbres.

B. montana paraît une espèce sociable, dont les individus maintiennent le contact entre eux par des cris fréquents. Ces appels sont sonores et de tonalité élevée. Un individu s'éleva au-dessus de la cime des arbres, criant *sieh-sieh-sieh-sieh...* en vol avant de plonger vers la forêt. *B. montana* semblerait jouer un rôle important dans les bandes mixtes, d'une part à cause de sa « présence » acoustique et visuelle, et d'autre part à cause de son évidente tendance à former des groupes intraspécifiques. Il est très probable que *B. montana* attire ainsi d'autres espèces à sa suite, mais je ne suis pas certain que la réciprocité soit vraie.

Dubusia (? *taeniata* (Boissonneau))

Cette espèce ressemble quelque peu à *B. montana* par la répartition des plages de couleurs, mais s'en distingue par sa taille inférieure, le jaune moins vif des dessous et par un sourcil post-oculaire bleu pâle. Je ne vis cette espèce qu'une seule fois (un sujet) dans une bande mixte, suivant de près un groupe de six *B. montana*.

Thraupis cyanocephala (Lafresnaye et d'Orbigny)

Ce Thraupidae de taille intermédiaire entre *Tangara* et *Buthraupis montana*, vert olive dessus, gris dessous, avec la tête bleue, fut observé à trois reprises, toujours dans des bandes mixtes. Cette espèce, qui signale sa présence par des *siht* forts et élevés, semble préférer la cime des arbres. *T. cyanocephala* paraît jouer un rôle significatif pour le maintien de la cohésion des bandes mixtes de Carpath:

c'est une espèce bruyante, physiquement active et voyante, qui est particulièrement attrayante pour d'autres espèces.

Cnemoscopus rubrirostris (Lafresnaye)

Je ne vis cette espèce de taille moyenne, de couleur vert olive dessus et jaunâtre dessous, avec la tête grise, qu'une seule fois (deux sujets) dans une bande mixte. Les oiseaux se tenaient dans la partie moyenne et élevée des arbres. Le rôle de cette espèce dans cette bande m'a semblé secondaire.

Hemipingus atropileus (Lafresnaye)

Vert olive dessus, jaunâtre dessous avec le menton et la gorge teintées d'orangé, cette espèce possède une « pattern » faciale qui permet une détermination aisée: le dessus de la tête et les joues sont noirs, séparés par une ligne sourcilière blanche très nette. *H. atropileus* fut observé deux fois dans la partie moyenne et élevée des arbres, participant à des bandes mixtes, et semblant y jouer un rôle secondaire.

Hemipingus melanotis (Sclater)

Le masque noir séparant l'orangé de la poitrine du gris de l'occiput est un bon caractère de terrain. Cette espèce possède de plus un plumage gris-brunâtre dessus et jaunâtre dessous. Je ne vis *H. melanotis* qu'une fois: deux individus dans une bande mixte, dans la strate moyenne de la végétation. Comme pour les deux espèces précédentes le manque de données m'empêche de pouvoir définir avec précision le rôle social; tout ce que je puis dire est que *H. melanotis* ne semble pas être une espèce importante pour la cohésion sociale de bandes mixtes.

Chlorornis riefferii (Boissonneau)

J'ai vu ce Thraupidae de taille moyenne, de couleur vert intense avec un masque et des sous-caudales brun-roux, avec bec et pattes rouge vif, dans des bandes mixtes seulement: deux fois un sujet, et deux oiseaux la troisième reprise. C'est une espèce active, qui recherche sa nourriture dans la cime des arbres en voletant rapidement de branche en branche. Cependant j'ai aussi vu un individu très léthargique, posé immobile au même endroit pendant de longs moments, agissant ainsi davantage comme un Bucconidae qu'un Thraupidae. Les deux oiseaux vus ensemble dans une bande maintenaient le contact entre eux par des cris secs et « métalliques » *kèk* ou *kèq*. Par contre les sujets vus isolément suivaient les autres espèces de la bande en silence. *C. riefferii* semblerait donc être un suiveur actif plutôt qu'une espèce attirant d'autres espèces au sein des troupes mixtes.

CATAMBLYRHYNCHIDAE

Catamblyrhynchus diadema Lafresnaye

Cet oiseau de petite taille est aisément identifié sur le terrain par son aspect tricolore: jaune vif sur le front et le sommet de la tête, bleu ardoisé sur le dos, et roux cannelle sur la poitrine et le ventre. L'unique individu observé à Carpish faisait partie d'une bande mixte et se faufilait dans la végétation basse dans laquelle il restait à moitié caché. Le rôle de cette espèce dans cette bande m'a paru très effacé.

GRISWOLD (*in* PETERS et GRISWOLD, 1943) a signalé avoir vu *C. diadema* « en petits groupes, en compagnie d'autres oiseaux tels que *Diglossa cyanea melanopsis* et *Atlapetes schistaceus taczanowskii* ».

EMBERIZINAE

Haplospiza rustica (Tschudi)

Cette petite espèce est difficile à bien voir car elle se meut rapidement dans le feuillage des hauts arbres. L'un des deux oiseaux, de couleur bleu-ardoisé, était probablement le mâle, le second, brunâtre avec quelques stries sur la gorge, la femelle. Ces oiseaux nerveux suivaient d'autres espèces dans une bande mixte. Aucun cri ne fut entendu. Le rôle social dans la bande avait l'air d'être secondaire.

Arremon (?)

Je vis une fois un bruant perché très haut dans un arbre, criant *tzip* puis disparaissant dans la végétation basse. Bec et iris roses, face et menton noirs, tache blanche en forme de croissant sur la gorge, collier noir, dessous blancs, sommet de la tête et dessus gris, dessous de la queue marqué de bandes noires et blanches sembleraient indiquer qu'il s'agissait d'une espèce du genre *Arremon*. Cet oiseau m'a paru être en train de suivre une troupe vagabonde mixte, ou tout au moins d'être excité par la présence de la bande. Son rôle dans cette dernière n'a pu être que très effacé.

DISCUSSION

RÔLE SOCIAL

MOYNIHAN (1962) a proposé une classification des divers rôles sociaux joués par les espèces prenant part à des bandes mixtes. Il fit une division principale entre espèces nucléaires (nuclear en anglais) et accompagnatrices (attendant). Les espèces nucléaires sont celles « dont le comportement contribue de manière appréciable à stimuler la formation ou à maintenir la cohésion de bandes mixtes.

Les individus de telles espèces s'approchent d'individus d'autres espèces relativement fréquemment et se comportent de façon particulièrement attrayante pour les individus d'autres espèces » (p. 68). De plus, MOYNIHAN subdivise les espèces nucléaires en deux catégories, active et passive: « Les individus d'espèces nucléaires actives joignent ou suivent d'habitude plus souvent les individus d'autres espèces qu'ils ne sont joints ou suivis par des individus d'autres espèces... Les individus d'espèces nucléaires passives sont en général joints ou suivis beaucoup plus souvent par des individus d'autres espèces qu'ils ne joignent ou suivent des individus d'autres espèces » (p. 68).

Les observations de MOYNIHAN qui servirent de base à sa classification furent effectuées dans les régions forestières de Panama, en plaine aussi bien qu'en montagne. Les bandes mixtes des plaines ont une composition taxonomique entièrement différente de celles étudiées à Carpish. Toutefois, les troupes décrites par MOYNIHAN (1962, p. 71 à 105) sous le nom de « montane bush flocks » correspondent dans une certaine mesure à celles de Carpish. En effet, bien qu'aucune des espèces ne soient représentées à Panama et à Carpish, plusieurs des genres se trouvent dans les deux localités, tels *Basileuterus*, *Myioborus*, *Tangara*, et *Cranioleuca*. Cette similarité taxonomique au niveau du genre, bien que faible, me paraît suffisante pour tenter d'appliquer les critères de MOYNIHAN pour définir le rôle social des 24 espèces de Carpish. De cette façon il est possible de garder une certaine uniformité dans la nomenclature adoptée, ce qui devrait être utile par la suite à quiconque voudrait se lancer dans une étude comparative du phénomène bandes mixtes dans les régions de montagne du Nouveau Monde tropical.

Je dois avouer avoir éprouvé des difficultés dans la tâche de classification des rôles sociaux. D'une part bien sûr le petit nombre d'observations à ma disposition a été un handicap sérieux; d'autre part il est évident que les définitions de Moynihan reproduites ci-dessus sont ambiguës. Il paraît souvent très arbitraire de décider si une espèce donnée s'approche d'une autre plus souvent qu'elle n'est suivie par cette dernière ou par d'autres espèces sur la base de seules observations de terrain. Il n'y a je crois aucun doute que certaines espèces « préfèrent » suivre certaines autres espèces tandis qu'elles-mêmes ne sont pas, ou très rarement suivies. Ces phénomènes d'attraction mutuelle sont extrêmement complexes, et ne peuvent être analysés sur le terrain seulement, ou tout au moins ne peuvent l'être de manière satisfaisante. En d'autres termes, je ne puis avoir complète confiance dans l'interprétation des rôles sociaux basée sur le travail de terrain, à moins peut-être que les bandes mixtes ne soient très petites, comme c'était le cas en Patagonie (VUILLEUMIER, 1967). A Carpish par contre, où les bandes sont respectables et contiennent en moyenne 6 espèces différentes au lieu de 2 ou 3, l'observateur devient rapidement subjectif. Il a probablement tendance à vouloir tirer des conclusions sur des données entièrement qualitatives, ou, si elles sont quantitatives,

en trop petit nombre pour avoir une valeur statistique. Les recherches futures sur les bandes mixtes devraient être conduites de manière entièrement quantitative, afin de pouvoir être soumises à des tests statistiques adéquats, et devraient être complémentées avec des expériences contrôlées sur sujets en volière.

En dépit de ces remarques, je présente dans le tableau 1 la classification des 24 espèces de Carpish. Je considère 4 espèces nucléaires actives, 3 nucléaires passives et les 17 autres accompagnatrices. Il est clair que cette classification est provisoire, et il est de plus probable que certaines des distributions sont sujettes au doute, en particulier parmi les nombreuses espèces accompagnatrices pour lesquelles je n'ai qu'une ou deux observations. C'est avec pleine conscience des risques d'erreur que je me lance dans une analyse des corrélations possibles entre le rôle social et certains attributs (écologie, morphologie) parmi les espèces des bandes mixtes de Carpish. Ces corrélations posent des problèmes d'intérêt général qui sont encore loin d'être résolus, mais qu'il me semble intéressant d'explorer, ne fut-ce que d'une façon préliminaire, et ne fut-ce que pour poser la question à nouveau.

TABLEAU 1.

Le rôle social probable des espèces participant aux bandes mixtes de Carpish

Rôle social	Espèces
Nucléaire actif	<i>Basileuterus luteoviridis</i> <i>Tangara nigroviridis</i> <i>Tangara vassorii</i> <i>Thraupis cyanocephala</i>
Nucléaire passif	<i>Pyrrhomias cinnamomea</i> <i>Myioborus melanocephalus</i> <i>Buthraupis montana</i>
Accompagnatrice	<i>Cranioleuca</i> (? <i>antisiensis</i>) <i>Pseudocolaptes boissonneautii</i> <i>Pipreola arcuata</i> <i>Entomodestes leucotis</i> <i>Myioborus</i> sp. <i>Diglossa mystacalis</i> <i>Iridosornis reinhardtii</i> <i>Anisognathus lacrymosus</i> <i>Anisognathus flavinuchus</i> <i>Dubusia</i> (? <i>taeniata</i>) <i>Cnemoscopus rubrirostris</i> <i>Hemispingus atropileus</i> <i>Hemispingus melanotis</i> <i>Chlorornis riefferii</i> <i>Catamblyrhynchus diadema</i> <i>Haplospiza rustica</i> <i>Arremon</i> (?)

COMPOSITION NUMÉRIQUE DES BANDES ET RÔLE SOCIAL

En trois jours j'ai observé le passage en forêt de huit bandes vagabondes mixtes. Comme je n'ai parcouru qu'un secteur restreint de forêt, où la présence de huit bandes entièrement différentes (sans échanges d'individus entre elles) semble physiquement impossible, je pense que mes observations correspondent en fait à huit contacts différents avec peut-être une seule, ou plus probablement entre deux et quatre bandes. Mes observations se rapportent par conséquent à un type de bande homogène, ce qui élimine des confusions possibles avec d'autres bandes de composition différente.

Le tableau 2 résume les données concernant la composition spécifique, numérique et sociale de chaque bande. Les plus petites troupes (n^{os} 1 et 5, tableau 2) contenaient 4 à 5 individus de 2 ou 3 espèces, tandis que la bande la plus importante numériquement avait au moins 27 oiseaux appartenant à 13 espèces. D'une manière générale, les totaux du tableau 2 montrent que le nombre d'individus augmente en proportion directe du nombre d'espèces par bande. Cette relation linéaire ne paraît pas évidente *a priori*: on pourrait en effet tout aussi bien s'attendre à trouver des bandes avec de nombreux individus n'appartenant qu'à une ou deux espèces, ou le contraire. Cette corrélation peut être expliquée par le modèle suivant. Le centre social d'une bande mixte serait constitué d'une ou plusieurs espèces nucléaires dont le comportement attire l'attention d'autres espèces (accompagnatrices), les incite à joindre le groupe dans sa quête de nourriture, et surtout maintient leur présence dans la troupe. Pour de petites bandes, un petit nombre d'individus et d'espèces nucléaires par troupe serait suffisant pour achever ce rôle. Plus la bande augmente en individus et en espèces accompagnatrices, cependant, plus le nombre d'individus et d'espèces nucléaires devraient augmenter aussi, sinon la bande court le risque de ne plus pouvoir être maintenue comme un ensemble cohérent. D'après cette hypothèse, deux prédictions devraient être vérifiables. La première est que chaque bande devrait contenir au moins une espèce nucléaire. La seconde est que le nombre d'individus et d'espèces nucléaires augmentent en proportion linéaire du nombre d'individus et d'espèces accompagnatrices par bande.

La première prédiction est vérifiée par l'examen du tableau 2. Chacune des huit bandes contenait en effet au moins une espèce nucléaire, le nombre maximum étant cinq. Le *Parulidae Myioborus melanocephalus* fut noté dans 7 bandes sur 8, et constitue donc l'espèce nucléaire la plus régulière dans ces bandes. En fait, cette supériorité numérique, combinée au comportement intraspécifique social, aux mouvements nerveux constants et aux vocalisations sonores et répétées font de cette espèce le pivot, en quelque sorte, des bandes mixtes de Carpathian.

La seconde prédiction paraît être confirmée par les données de la figure 3. Les deux nuages de points sont ceux représentant, d'une part le nombre d'individus

et d'espèces nucléaires par bande (cercles noirs), et d'autre part le nombre d'individus et d'espèces accompagnatrices par bande (étoiles). Chaque point représente une bande. Bien que le nombre total de bandes soit petit, la figure 3 montre une

TABLEAU 2.

La composition spécifique, numérique et sociale des bandes mixtes de Carpish

Espèces	Bandes mixtes (numérotées de 1 à 8)								Fréquence relative de chaque espèce	Abondance absolue
	1	2	3	4	5	6	7	8		
<i>Cranioleuca</i> (? <i>antisimensis</i>)	—	1	—	—	—	1	—	—	2	2
<i>Pseudocolaptes boissonneautii</i>	—	—	—	—	—	2	—	2	2	4
<i>Pipreola arcuata</i>	—	—	2	—	—	—	—	—	1	2
* <i>Pyrrhomias cinnamomea</i>	—	3	—	1	—	3	—	2+	4	9+
<i>Entomodestes leucotis</i>	—	—	—	—	2	—	—	—	1	2
* <i>Myioborus melanocephalus</i>	—	4	2+	1	2+	2-3	4-5	2+	7	17-19+
<i>Myioborus</i> sp.	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1
* <i>Basileuterus luteoviridis</i>	—	—	—	—	—	2-3	2-3	2+	3	6-8+
<i>Diglossa mystacalis</i>	—	—	1	—	—	—	—	—	1	1
* <i>Tangara nigroviridis</i>	—	2	—	—	—	—	2	—	2	4
* <i>Tangara vassorii</i>	2+	2	—	1	—	1	—	—	4	6+
<i>Iridosornis reinhardtii</i>	—	—	1	1	—	—	—	2	3	4
<i>Anisognathus lacrymosus</i>	—	—	—	—	—	2	—	—	1	2
<i>Anisognathus flavinuchus</i>	—	1	—	—	—	—	—	—	1	1
* <i>Buthraupis montana</i>	—	—	3	—	—	6	—	—	2	9
<i>Dubusia</i> (? <i>taeniata</i>)	—	—	—	—	—	1	—	—	1	1
* <i>Thraupis cyanocephala</i>	2+	3	3	—	—	—	—	—	3	8+
<i>Cnemoscopus rubrirostris</i>	—	—	—	—	—	2	—	—	1	2
<i>Hemispingus atropileus</i>	—	—	—	—	—	2	—	1	2	3
<i>Hemispingus melanotis</i>	—	—	—	—	—	—	—	2	1	2
<i>Chlorornis riefferii</i>	—	1	—	—	1	2	—	—	3	4
<i>Catamblyrhynchus diadema</i>	—	—	—	—	—	1	—	—	1	1
<i>Haplospiza rustica</i>	—	—	—	—	—	—	—	2	1	2
<i>Arremon</i> (?)	—	—	—	1	—	—	—	—	1	1
Nombre total d'espèces par bande	2	8	6	5	3	13	3	9	—	—
Nombre total d'individus par bande	4+	17	12+	5	5+	27-29	8-10	16+	—	—
Nombre d'espèces nucléaires par bande	2	5	3	3	1	5	3	3	—	—
Nombre d'individus d'espèces nucléaires par bande	4+	14	8+	3	2	14	8	6+	—	—

Explication des termes et symboles utilisés dans le TABLEAU 2.

Fréquence relative: nombre de bandes (maximum 8, minimum 1) dans lesquelles une espèce fut observée.
Abondance absolue: nombre total d'individus obtenu en additionnant le nombre d'individus pour chaque bande dans laquelle l'espèce fut observée.

Un + signifie au moins x oiseaux; 2+ par exemple signifie qu'au moins 2 individus, et peut-être davantage, furent observés.

Un * avant le nom d'une espèce indique que cette dernière est nucléaire.

nette tendance pour les espèces nucléaires à augmenter numériquement en proportion du nombre d'espèces accompagnatrices.

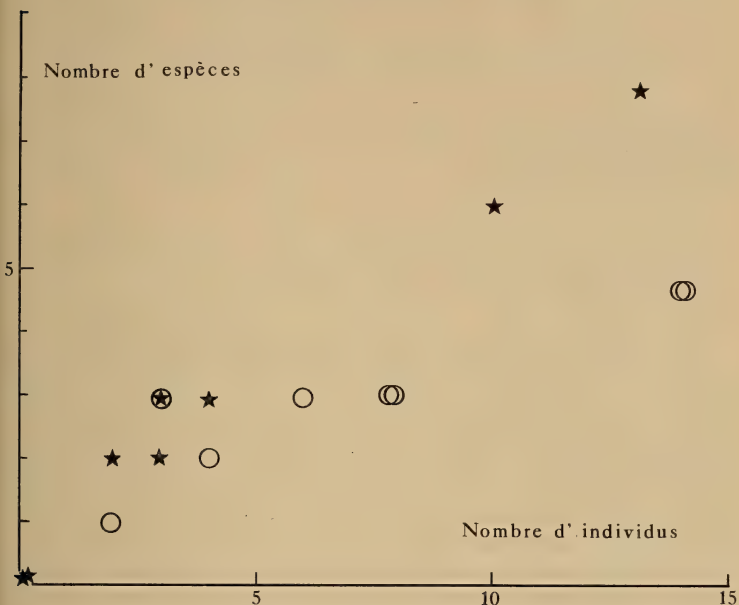


FIG. 3.

Corrélation entre l'augmentation du nombre d'individus et d'espèces nucléaires (cercles) par rapport au nombre d'individus et d'espèces accompagnatrices (étoiles). En abscisse le nombre d'individus, en ordonnée le nombre d'espèces par bande. Le graphique est basé sur les données du tableau 2.

ÉCOLOGIE, MORPHOLOGIE ET RÔLE SOCIAL

Mes observations concernant la zonation écologique des espèces participant aux bandes à Carpish sont résumées dans le tableau 3. J'ai divisé la forêt en trois niveaux, buissons bas (strate basse à peu de distance au-dessus du sol), strate moyenne (branches, feuillage et petits arbres situés entre la zone buissonneuse et la cime des arbres), et couronne des arbres. Les strates basse et moyenne sont en général sombres, tandis que la strate supérieure (cime) est relativement ouverte et espacée et reçoit davantage de lumière.

TABLEAU 3.

La zonation écologique des espèces participant aux bandes mixtes de Carpish

Catégories de zonation écologique	Nombre d'espèces observées dans		
	les buissons bas	la strate moyenne	la couronne des arbres
Dans les trois niveaux	3	3	3
Dans les niveaux bas et moyen	3	3	—
Dans les niveaux moyen et élevé	—	2	2
Dans un seul niveau	1	3	12
Nombre total d'espèces observées dans chaque niveau	7	11	17
Nombre d'espèces dans un seul niveau exprimé en pourcent du total	14	27	70

Lorsqu'une espèce fait partie d'une bande mixte elle peut rechercher sa nourriture dans une seule de ces trois strates, dans une combinaison de deux d'entre elles, ou encore dans les trois à la fois. Le tableau 3 montre que la couronne des arbres est fréquentée par plus d'espèces que ne le sont les deux autres niveaux de végétation. Douze des 17 espèces observées dans la couronne des arbres (70%) ne furent notées que dans cette zone, tandis que cette proportion est bien moindre pour les deux autres strates: 3 espèces sur 11 dans la strate moyenne (27%) et 1 sur 7 dans la strate basse (14%).

Comme la plupart des espèces participant aux bandes mixtes ont un régime insectivore et se déplacent en groupe car la recherche de leur nourriture est plus efficace en bande que solitairement, on peut se demander si la prédilection montrée pour la couronne des arbres est due à des facteurs strictement écologiques. Si la biomasse d'insectes est plus grande dans la couronne des arbres que dans les deux niveaux inférieurs il est facile de comprendre la plus grande densité d'espèces aviennes dans la zone élevée. Je ne possède malheureusement aucune donnée quantitative sur le régime alimentaire des espèces prenant part aux bandes ou sur la répartition verticale des insectes dans les forêts de montagne. Il est cependant probable que la biomasse d'insectes soit considérable dans de telles forêts, tout au moins à certaines époques de l'année. En effet GEORGE (1964) décrit les hordes de moustiques s'élevant dans la forêt à Maraynioc (non loin de Carpish) à fin mai, et mentionne le grand nombre d'oiseaux de plusieurs familles s'en nourrissant avidement. Il est connu que certains insectes, en particulier de l'ordre des Diptères, effectuent des mouvements verticaux dans la végétation et forment ainsi de grandes troupes, dont les individus sont rassemblés soit dans un but alimentaire soit sexuel (voir EVANS, 1968, ch. 8). Je pose donc la question ici: est-il possible que la préférence écologique des espèces dans les bandes mixtes soit due à l'abon-

dance, peut-être temporaire, de certains insectes qui se rassembleraient dans la couronne des arbres? Je ne crois pas qu'on puisse donner une réponse négative à cette question pour le moment, et espère attirer l'attention des écologistes sur ce problème.

Une deuxième hypothèse semble susceptible de fournir une explication de la distribution écologique des espèces dans les troupes mixtes. Cette possibilité fait appel aux attributs éthologiques et morphologiques des oiseaux, au sujet desquels je possède quelques données; nous sommes donc en mesure de tester sa validité.

La cohésion sociale des bandes mixtes est effectuée grâce aux interactions constantes entre individus d'espèces diverses, autrement dit au moyen de signaux que les oiseaux se communiquent entre eux. Ces signaux peuvent être visuels (mouvements ou postures révélant certaines couleurs du plumage, en particulier si elles sont vives ou voyantes), acoustiques (vocalisations), ou les deux à la fois (cris émis au moment du déploiement d'une plume de couleur vive par un mouvement de l'aile par exemple). Il est évident que le maintien des bandes mixtes dépend étroitement des conditions physiques du milieu dans lequel ces signaux sont émis et reçus. Or, comme la couronne des arbres est plus aérée que les strates inférieures de la forêt, le déplacement d'oiseaux en groupe dans la première strate pourrait être interprété comme une réaction écologique à un phénomène éthologique. Les oiseaux pourraient accomplir deux activités plus ou moins simultanément dans la couronne des arbres sans perte de temps ou d'énergie, car la lumière pénétrant dans cette zone permet aux oiseaux de maintenir les contacts sociaux entre eux rapidement et efficacement ce qui leur laisse le temps de rechercher leur nourriture. Dans les zones moyenne et basse par contre, le peu de lumière rend les contacts (visuels en particulier) plus difficiles, aussi les oiseaux passent-ils davantage de temps à émettre et recevoir des signaux qu'à rechercher leur nourriture et leur efficacité diminue considérablement.

Pour tester la validité de cette hypothèse éthologique il faut démontrer une corrélation entre le niveau de végétation choisi, le rôle social d'une espèce et certains attributs de cette espèce qui pourraient avoir une valeur comme signaux. La majorité des espèces nucléaires, qui jouent en principe le rôle social le plus important pour le maintien de la cohésion des bandes, devraient donc fréquenter la couronne des arbres et posséder soit des couleurs vives ou voyantes, soit des vocalisations fortes, soit encore des couleurs neutres mais des vocalisations fortes.

Le tableau 4 indique la répartition écologique, la couleur et les vocalisations pour chaque espèce nucléaire. Dans le tableau 5 ces données sont groupées pour pouvoir être analysées statistiquement. D'après l'hypothèse les espèces émettant des « signaux marqués » devraient être réparties plus souvent dans la couronne des arbres que les espèces n'émettant que de faibles signaux. Le tableau 5 montre que le contraire semble vrai, mais en réalité la différence entre espèces ayant de forts signaux et celles ayant de faibles signaux n'est pas significative.

TABLEAU 4.

Zonation écologique, couleur et vocalisations des espèces nucléaires participant aux bandes mixtes de Carpish

Espèces	Couronne des arbres seulement	Couleur		Vocalisation	
		vive	neutre	bruyante	discrète
<i>Pyrrhomias cinnamomea</i>	—	—	×	×	—
<i>Myioborus melanocephalus</i>	—	×	—	×	—
<i>Basileuterus luteoviridis</i>	—	—	×	×	—
<i>Tangara nigroviridis</i>	×	—	×	—	×
<i>Tangara vassorii</i>	×	×	—	—	×
<i>Buthraupis montana</i>	×	×	—	×	—
<i>Thraupis cyanocephala</i>	×	—	×	×	—

Notes: Les données sur la répartition verticale dans la forêt sont basées sur mes propres observations des bandes de Carpish, et ne peuvent par conséquent pas être extrapolées à d'autres circonstances ou d'autres localités, où les conditions du milieu pourraient être différentes.

Les espèces de « couleur vive » sont celles possédant un plumage avec des plages de couleurs vives en contraste voyant, comme *Myioborus melanocephalus*, ou possédant un plumage de couleur vive uniforme, comme *Tangara vassorii*.

Les deux espèces ayant une vocalisation « discrète » sont marquées avec un « ? » car je n'entendis pas leur voix à Carpish. Des observations faites en Bolivie tendraient à confirmer que les appels de *Tangara vassorii* sont « discrets », tandis que le chant territorial ne l'est pas.

TABLEAU 5.

Corrélation entre l'écologie, la couleur et les vocalisations des espèces nucléaires participant aux bandes mixtes de Carpish

	Espèces émettant des signaux	
	marqués (couleur vive ou neutre et vocalisation bruyante)	peu marqués (couleur neutre et vocalisation discrète)
Espèces observées seulement dans la couronne des arbres	3	1
Espèces observées seulement en dessous de la couronne des arbres	3	0

Analyse statistique des résultats:

$\chi^2 = 0,024$ (calculé avec le facteur correctif de Yates pour petits échantillons)

$p \approx 0,9$ les différences observées entre espèces fréquentant la couronne et celles fréquentant les autres zones ne sont pas du tout significatives.

Afin de vérifier si, peut-être, l'association prédite serait possible pour les espèces accompagnatrices, deux tableaux supplémentaires sont présentés. Dans le tableau 6 la couleur et la répartition écologique verticale de chaque espèce sont données; les vocalisations ont été omises à cause du manque d'observations pour plusieurs espèces. L'analyse statistique donne exactement les mêmes résultats qu'avec les espèces nucléaires (tableau 7).

TABLEAU 6.

Zonation écologique et couleur des espèces accompagnatrices participant aux bandes mixtes de Carpish

Espèces	Couronne des arbres seulement	Couleur	
		vive	neutre
<i>Cranioleuca</i> (? <i>antisiensis</i>)	×	—	×
<i>Pseudocolaptes boissonneautii</i>	—	—	×
<i>Pipreola arcuata</i>	×	×	—
<i>Entomodestes leucotis</i>	×	×	—
<i>Myioborus</i> sp.	—	×	—
<i>Diglossa mystacalis</i>	—	×	—
<i>Iridosornis reinhardtii</i>	—	×	—
<i>Anisognathus lacrymosus</i>	—	×	—
<i>Anisognathus flavinuchus</i>	×	×	—
<i>Dubusia</i> (? <i>taeniata</i>)	×	×	—
<i>Cnemoscopus rubrirostris</i>	—	—	×
<i>Hemispingus atropileus</i>	—	×	—
<i>Hemispingus melanotis</i>	—	×	—
<i>Chlorornis riefferii</i>	×	×	—
<i>Catamblyrhynchus diadema</i>	—	×	—
<i>Haplospiza rustica</i>	×	—	×
<i>Arremon</i> (?)	×	×	—

Notes: Les données sur la répartition verticale dans la forêt sont basées sur mes propres observations des bandes de Carpish, et ne peuvent par conséquent pas être extrapolées à d'autres circonstances ou d'autres localités, où les conditions du milieu pourraient être différentes.

Les espèces de « couleur vive » sont soit entièrement de couleur vive, comme *Chlorornis riefferii*, soit de coloration plus sombre avec des plages vivement colorées ou contrastées comme *Entomodestes leucotis*.

Il semble donc douteux que l'hypothèse émise plus haut soit valable. Il n'en reste pas moins que 16 des 24 espèces participant aux bandes mixtes à Carpish (66,6 %) sont de couleurs vives ou voyantes, et par conséquent émettent des signaux plus voyants que les autres. La corrélation entre le niveau de végétation choisi et cette importante proportion d'espèces de couleurs vives reflète peut-être une simple tendance plutôt qu'une étroite association due à l'influence des espèces nucléaires. Si cette tendance permet une plus grande efficacité pour la recherche de nourriture tout en facilitant la transmission de signaux sociaux dans la couronne des arbres que dans les zones plus basses, nous avons une explication possible. Je crois cependant qu'une combinaison de facteurs éthologiques tels que nous

TABLEAU 7.

Corrélation entre l'écologie et la couleur des espèces accompagnatrices participant aux bandes mixtes de Carpath

	Espèces émettant des signaux	
	marqués (couleur vive)	peu marqués (couleur neutre)
Espèces observées seulement dans la couronne des arbres	6	2
Espèces observées seulement en dessous de la couronne des arbres	7	2

Analyse statistique des résultats:

$X^2 = 0,221$ (calculé avec le facteur correctif de Yates pour petits échantillons)

$p \geq 0,6$ les différences observées entre espèces fréquentant la couronne et celles fréquentant les autres zones ne sont pas du tout significatives

venons de voir et de facteurs écologiques tels que la distribution des insectes dans la forêt est probablement responsable de la préférence pour la couronne des arbres. Puisque nous sommes en train de spéculer, je vais aller un peu plus loin et suggérer une possibilité, qui pourrait peut-être servir comme hypothèse de travail pour des recherches futures.

Les bandes mixtes paraissent être avant tout liées, dans le sens évolutif du terme, par les avantages conférés aux oiseaux par la recherche de nourriture en groupe. Il est donc concevable que le choix de la zone écologique dans la forêt soit dicté par le comportement de divers insectes, qui forment des groupes dans la couronne. Ces groupes à leur tour pourraient être localisés dans cette zone à cause de la plus grande facilité que les individus auraient, soit à se nourrir, soit à se rencontrer à des fins sexuelles, une fois de plus car la zone est plus ouverte que les autres. Dans ce cas, les bandes d'oiseaux, étant des assemblages à but alimentaire, auraient une évidente raison d'être localisées dans la couronne. Les particularités morphologiques des espèces participant aux troupes mixtes (tout spécialement leurs couleurs vives) seraient alors une adaptation ayant résulté de l'importance, du point de vue évolutif, de pouvoir communiquer des signaux sociaux, le plus rapidement possible tout en recherchant activement sa nourriture.

DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES BANDES MIXTES

Bien que mes observations soient restreintes à des troupes étudiées dans un secteur étroit des cordillères andines du Pérou, il est fort probable que de tels assemblages sont largement distribués le long des forêts de montagne des Andes

tropicales. En effet, les bandes mentionnées par MOYNIHAN (1968) des Andes de Colombie et d'Écuador contenaient plusieurs espèces observées à Carpish, comme *Tangara vassorii*, *Compsocoma flavinucha*, *Thraupis cyanocephala*, *Buthraupis montana* et *Dubusia taeniata*. GEORGE (1964) a vu *Chlorornis riefferii*, *Iridosornis reinhardtii* et *Buthraupis montana* en bandes vagabondes à Maraynioc, Département de Junín, Pérou. GRISWOLD (in PETERS et GRISWOLD, 1943) fit une collection d'oiseaux à Maraynioc et nota la tendance de *Buthraupis montana* et *Catamblyrhynchus diadema* de s'associer en groupes. Plus au sud, dans les Andes de La Paz en Bolivie, MOYNIHAN (1968) a observé *Hemispingus melanotis* et *Catamblyrhynchus diadema* comme participants à des bandes mixtes.

Il est donc probable que l'on retrouve plus ou moins les mêmes espèces associées en bandes mixtes ressemblant à celles de Carpish tout au long des cordillères andines tropicales entre le Vénézuéla ou la Colombie et la Bolivie, dans une mince zone de forêt située entre 2300 et 2800 mètres d'altitude, ruban serpentant de plus de 4000 kilomètres de long. La liste des espèces de ces bandes ne se limite évidemment pas à la liste obtenue personnellement à Carpish. SHORT (in litt.) a vu à Carpish *Thlypopsis ornata*, *Tangara xanthocephala* et *Tangara parduzakii*, trois espèces qui m'ont échappé. MOYNIHAN (1968) a aussi observé *Diglossa cyanea*, *Buthraupis eximia*, *Tephrophilus wetmorei*, *Conirostrum ferrugineiventris*, *Conirostrum sitticolor*, *Delothraupis castaneoventris* et *Iridosornis jelskii*.

Toutes ces espèces font partie d'un ensemble faunistique homogène réparti le long de la zone de végétation montagnarde des Andes tropicales, entre le Vénézuéla au nord et la Bolivie au sud. Des 30 espèces observées dans les bandes mixtes (20 déterminées avec certitude à Carpish, plus 10 vues par SHORT et MOYNIHAN) 21, soit 70 %, ont une répartition géographique variant entre 3000 et 4000 kilomètres le long des Andes (les données sur la distribution sont empruntées à DE SCHAUENSEE, 1966). Sept autres espèces (23 %) ont une distribution variant entre 1200 et 2500 kilomètres; enfin 2 espèces (7 %) ont une aire de distribution d'environ 500 kilomètres ou moins le long des Andes. L'une de ces deux espèces, *Tephrophilus wetmorei*, est taxonomiquement isolée. La seconde par contre (*Iridosornis reinhardtii*) fait partie d'une super-espèce comprenant aussi *Iridosornis jelskii* et *Iridosornis rufivertex* (VUILLEUMIER, inédit). Du point de vue zoogéographique, les super-espèces doivent être considérées comme une espèce polytypique puisque toutes leurs populations sont allopatriques. Il n'y a donc qu'une seule espèce (*Tephrophilus wetmorei*) parmi les 30 analysées (environ 3 %) qui possède une distribution vraiment restreinte géographiquement.

Si nous examinons seulement les espèces de Carpish, pour lesquelles le rôle social dans les bandes est connu, au moins approximativement, nous trouvons que chacune des 7 espèces nucléaires possède une distribution géographique de 3000 à 4000 kilomètres le long des Andes.

Je conclus que les bandes mixtes « du type Carpish » sont en fait probablement très largement répandues le long des Andes car la grande majorité des espèces participantes, et toutes les espèces nucléaires, sont distribuées tout au long des forêts montagnardes des Andes tropicales entre le Vénézuéla et la Bolivie. Les bandes mixtes observées au delà des Andes tropicales ont une composition spécifique différente de celle des assemblages andins. A Panama par exemple les bandes des forêts de montagne comprennent deux espèces de *Chlorospingus* (*ophthalmicus* et *pileatus*), deux espèces de *Basileuterus* (*melanogenys* et *culicivorus*) plusieurs espèces locales du genre *Tangara*, *Myioborus miniatus* et *Myioborus torquatus*, des embérizidés des genres *Atlapetes* et *Pselliophorus*, etc. (voir MOYNHAN, 1962). En Argentine, dans les forêts de montagne de Tucumán j'ai observé des bandes mixtes composées de *Phylloscartes ventralis* (Tyrannidae), *Troglodytes aedon* et *Troglodytes solstitialis* (Troglodytidae), *Basileuterus brunniceps* (Parulidae), *Chlorospingus ophthalmicus* (Thraupidae) et *Atlapetes citrinellus* (Emberizinae). Ces différences entre Andes tropicales et ailleurs ne sont à la vérité guère surprenantes si l'on considère qu'aucune des 30 espèces des bandes tropicales andines n'est distribuée en Amérique centrale et que 2 seulement (*Pyrrhomias cinnamomea* et *Catamblyrhynchus diadema*) sont répandues jusqu'en Argentine.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

La composition spécifique et l'organisation sociale de troupes vagabondes de plusieurs espèces aviennes en quête d'insectes (bandes mixtes) furent étudiées lors d'un séjour à Carpish, altitude 2300-2400 mètres, dans les forêts andines du Pérou central. Vingt-quatre espèces de Passereaux furent notées dans ces bandes: 2 Furnariidae, 1 Cotingidae, 1 Tyrannidae, 1 Turdidae, 3 Parulidae, 1 Coerebidae, 12 Thraupidae, 1 Catamblyrhynchidae et 2 Emberizinae. Sept des 24 espèces sont considérées comme nucléaires (essentiels au maintien de la cohésion sociale des bandes) tandis que les 17 autres ne sont qu'accompagnatrices.

Chacune des huit bandes observées contenait au moins 1 et au maximum 5 des 7 espèces nucléaires. Sept des huit bandes avaient le Parulidae *Myioborus melanocephalus*, qui paraît être l'espèce nucléaire la plus importante des bandes de Carpish. Son comportement voyant et ses vocalisations bruyantes mettent en évidence les couleurs vives et contrastées de l'espèce et la rendent probablement attrayante à d'autres espèces.

Le nombre d'individus et d'espèces nucléaires par bande semblent augmenter en fonction du nombre d'individus et d'espèces accompagnatrices par bande. La cohésion d'une bande ne peut donc être maintenue que si cette dernière contient un nombre d'individus et d'espèces nucléaires directement proportionnel au nombre total d'oiseaux (individus et espèces) dans la bande, quel que soit ce total.

Les oiseaux se déplaçant en bandes mixtes ont tendance à fréquenter la couronne des arbres plutôt que les strates moyenne et basse de la forêt dans leur recherche d'insectes. De plus, la majorité de ces espèces sont de couleurs vives ou voyantes. Il est probable que ces attributs sont une adaptation permettant une exploitation efficace de leur nourriture tout en facilitant la transmission des signaux grâce auxquels les oiseaux peuvent rester en contact social dans les troupes. Cette activité double est effectuée dans la couronne plutôt qu'ailleurs, soit parce que la biomasse d'insectes y est supérieure, soit parce que cette zone est plus ouverte et les signaux (relayés au moyen des couleurs vives du plumage) y sont transmis de façon optimale, soit encore à cause d'une combinaison de ces facteurs.

Plusieurs des espèces participant aux bandes mixtes de Carpish ont été aussi observées dans des troupes en Colombie, au Pérou et en Bolivie. Les bandes mixtes « du type Carpish » sont probablement largement répandues le long des Andes tropicales dans les forêts de montagne, car 70 % du total d'espèces analysées, et 100 % des espèces nucléaires, ont une distribution de 3000 à 4000 kilomètres de long dans cette zone écologique.

SUMMARY AND CONCLUSIONS

The species composition and social organization of wandering flocks containing several avian species foraging together for their insect food (mixed flocks) were studied at Carpish, altitude 2300-2400 meters, in the cloud forests of the central Peruvian Andes. Twenty-four species were seen in such flocks: 2 Furnariidae, 1 Cotingidae, 1 Tyrannidae, 1 Turdidae, 3 Parulidae, 1 Coerebidae, 12 Thraupidae, 1 Catamblyrhynchidae and 2 Emberizinae. Seven of the total 24 species are nuclear (foremost in the maintenance of the flocks) while 17 are attendant.

Each one of the eight observed flocks had at least 1 and a maximum of 5 nuclear species. The Parulidae *Myioborus melanocephalus*, present in 7 out of the 8 flocks, seems to be the most conspicuous, and perhaps socially the most important, nuclear species of the Carpish flocks. Its movements and vocalizations emphasize its flashy color pattern and probably make the species attractive to other species.

The number of nuclear individuals and species per flock increased proportionately to the number of attendant individuals and species per flock. The maintenance of social cohesion in a flock appears to depend on the relatively high proportion of nuclear individuals and species among the total number of individuals and species per band, regardless of whether this total is low or high.

Birds in mixed flocks tend to forage for food in the forest canopy and tree tops rather than in the middle and lower forest strata. Furthermore the majority

of flocking species are brightly colored or conspicuously patterned. These attributes are probably an adaptation permitting an efficient exploitation of food and a facilitation of social communication through displays, maintaining thereby the cohesion of flocks. These two activities are carried out in the canopy and tree tops either because the insect biomass is greater there than elsewhere, or because the openness of this zone maximizes the transmission of social signals essential for flock integration, or because these two factors operate together.

Several species from the Carpish flocks have also been observed in similar feeding assemblages in the Andes of Colombia, Peru and Bolivia. Mixed flocks of the "Carpish kind" are probably widespread along the tropical Andes in the belt of montane forests (cloud forests) extending from Venezuela to Bolivia. Seventy percent of the total species studied and 100% of the nuclear species in the Carpish flocks have a geographical range of 3000 to 4000 kilometers in this vegetation formation.

ZUSAMMENFASSUNG UND SCHLUSSFOLGERUNGEN

Die artliche Zusammensetzung und soziale Organisation von, auf der Suche nach ihrer Insektennahrung, umherziehenden Vogeltrupps (gemischte Schwärme) wurde anlässlich eines Aufenthaltes in Carpish, auf 2300-2400 Meter Meereshöhe in den Andenwäldern Zentralperus gelegen, studiert. Vierundzwanzig Arten von Sperlingsvögeln wurden in diesen Schwärmen festgestellt: 2 Furnariidae, 1 Cotingidae, 1 Tyrannidae, 1 Turdidae, 3 Parulidae, 1 Coerebidae, 12 Thraupidae, 1 Catamblyrhynchidae und 2 Emberizinae. Sieben der 24 Arten werden als Kernarten (entscheidend für den sozialen Zusammenhalt der Schwärme), die 17 anderen lediglich als Begleitarten betrachtet.

Jeder der acht beobachteten Schwärme enthält mindestens 1 und höchstens 5 der 7 Kernarten. Sieben der acht Schwärme enthielten den Paruliden *Myioborus melanocephalus*, der die wichtigste Kernart der Schwärme von Carpish zu sein scheint. Sein auffälliges Verhalten und seine geräuschvollen Lautäusserungen bringen seine lebhaften und kontrastreichen Farben voll zur Geltung und machen diese Art vermutlich gegenüber anderen Arten anziehend.

Die Zahl der Individuen und Arten der Kernarten pro Schwarm scheint sich in Abhängigkeit der Zahl der Individuen und Arten der Begleitarten zu vermehren. Der soziale Zusammenhalt eines Schwarmes kann nur unter der Bedingung aufrecht erhalten werden, dass dieser eine, in direkter Proportion zur Gesamtzahl der Vögel (Individuen und Arten) stehende, Zahl von Individuen und Kernarten enthält, ohne Rücksicht auf die Gesamtgrösse des Schwarmes.

Die Vögel gemischter Schwärme haben die Tendenz, mehr die Kronenschichte der Bäume als mittlere und tiefere Strata des Waldes auf der Insektensuche aufzusuchen. Darüber hinaus besitzt die Mehrheit der Arten lebhaft und auf-

fällige Farben. Man vermutet, dass diese Eigenschaften eine Anpassung darstellen, die eine wirksame Ausbeutung ihrer Nahrungsquelle gestattet, da die Vögel dabei in sozialem Kontakt bleiben können. Diese doppelte Tätigkeit wird in erster Linie in der Kronenschichte ausgeführt, sei es, weil die Biomasse der Insekten dort grösser ist, sei es, weil diese Zone viel offener ist und die Signale (die durch die lebhaften Gefiederfarben ausgelöst werden) hier auf optimale Weise übermittelt werden können, sei es, weil diese beiden Faktoren zusammenwirken. Mehrere Arten dieser gemischten Schwärme von Carpish wurden auch in ähnlichen Schwärmen in Kolumbien, Peru und Bolivien beobachtet. Die Mischschwärme vom „Typ Carpish“ sind vermutlich entlang den tropischen Anden in den Bergwäldern weit verbreitet, da 70% der Gesamtzahl der untersuchten Arten und 100% der Kernarten ein Verbreitungsgebiet von 3000-4000 Kilometer Länge in dieser ökologischen Zone besitzen.

BIBLIOGRAPHIE

- EVANS, H. E. 1968. *Life on a little-known planet*. E. P. Dutton & Co., Inc., New York, 318 pp.
- GEORGE, W. G. 1964. *Rarely seen songbirds of Peru's high Andes*. Nat. Hist. 78 (8): 26-29.
- GOODFELLOW, W. 1901. *Results of an ornithological journey through Colombia and Ecuador*. Ibis 1901: 300-319.
- GOODSPEED, T. H. & H. E. STORK. 1955. *The University of California Botanical Garden expedition to the Andes*. Univ. Calif. Publ. Botany 28 (3): 79-142.
- KOEPCKE, M. 1961. *Las razas geográficas de Cranioleuca antisensis (Furnariidae, Aves), con la descripción de una nueva subespecie*. Publ. Mus. Hist. Nat. «Javier Prado» (serie A, Zoología) no. 20: 1-17.
- MOYNIHAN, M. 1960. *Some adaptations which help to promote gregariousness*. Proc. XII Intern. Ornithol. Congr. Helsinki: 523-541.
- 1962. *The organization and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds*. Smithsonian. Misc. Coll. 143 (7): 1-140.
- 1968. *Social mimicry; character convergence versus character displacement*. Evolution 22: 315-331.
- PETERS, J. L. & J. A. GRISWOLD, JR. 1943. *Birds of the Harvard Peruvian expedition*. Bull. Mus. Compar. Zool. 92 (4): 281-327.
- RAND, A. L. 1954. *Social feeding behavior of birds*. Fieldiana: Zool. (Chicago Nat. Hist. Mus.) 36 (1): 1-71.
- SCHAUENSEE, R. M. DE. 1966. *The species of birds of South America and their distribution*. Livingston Publ. Co., Narberth, Pennsylvania, 577 pp.
- SHORT, L. L., JR. 1961. *Interspecies flocking of birds of montane forest in Oaxaca, Mexico*. Wilson Bull. 73: 341-347.
- STRESEMANN, E. 1917. *Über gemischte Vogelschwärme*. Verhandl. Ornithol. Ges. Bayern 13: 127-151.
- VUILLEUMIER, F. 1967. *Mixed species flocks in Patagonian forests, with remarks on interspecies flock formation*. Condor 69: 400-404.
- 1969. *Systematics and evolution in Diglossa (Aves, Coerebidae)*. Amer. Mus. Novitates no. 2381: 1-44.



Revision der Bretscherischen Regenwurm-Sammlung aus Zürich

par

A. ZICSI

Während eines Studienaufenthaltes im Naturhistorischen Museum von Genf ist es mir durch die freundliche Vermittlung von Herrn Dr. E. Binder, Sammlungsleiter gelungen, das von K. Bretscher um die Jahrhundertwende bearbeitete und bestimmte Regenwurmmaterial ausfindig zu machen. Auf Grund seiner Bemühungen, sowie durch die Hilfsbereitschaft von Herrn Dr. H. Jungen, Museum der Universität Zürich, wurde die Sammlung aus Zürich nach Genf versandt, wo ich das Material einer Durchsicht unterwerfen konnte. Für einen Arbeitsplatz im Musuem, sowie für die weitgehende Unterstützung meiner Arbeit spreche ich der Direktion des Naturhistorischen Museums, den Herrn Dr. E. Binder, Genf und Dr. H. Jungen, Zürich auch an dieser Stelle meinen besten Dank aus.

Die mir aus Zürich zugesandte Sammlung enthält, wie dies aus der vorliegenden Literatur festgestellt werden konnte, weitaus nicht sämtliche Regenwürmer welche von K. Bretscher gesammelt und veröffentlicht wurden. Interessant hingegen ist die Tatsache, dass beinahe sämtliche Arten, die Bretscher selbst beschrieben hat, in der Sammlung vorlagen. Es hat den Anschein, als ob in den vergangenen Jahrzehnten jemand, vielleicht K. Bretscher selbst, eine Schau-sammlung zusammengestellt hätte, mit der Absicht nur diejenigen Arten zu behalten, die von ihm beschrieben wurden, und einige Exemplare von denen, die noch in der Schweiz seinerzeit angetroffen werden konnten.

Obwohl die Sammlung kaum etwas über 100 Exemplare enthält, die jedoch 25 Arten angehören, kann mit Sicherheit angenommen werden, dass es sich wenigstens um einen Teil der Bretscher'schen Typen handelt, die soweit festgestellt werden konnte, nie einer Revision unterzogen wurden, worauf übrigens auch das Fehlen neuerer Beschriftungen deutet. Da ich jedoch einigen von Bretscher beschriebenen Arten nicht begegnet bin und da mir aus der Literatur

(MICHAELSEN, 1900, OMODEO, 1956), sowie durch briefliche Mitteilung von Prof. P. Omodeo, Italien bekannt ist, dass Material von Bretscher von ihm revidiert wurde, ist es anzunehmen, dass noch Material vorliegt, welches jedoch während meines Aufenthaltes in der Schweiz nicht ausfindig gemacht werden konnte.

Da eine Originalbeschriftung nicht identifiziert werden konnte, eine Bezeichnung der Typen gänzlich fehlte, habe ich mich bei der Revision bloss darauf beschränkt, den heute gültigen Namen anzuführen.

Meiner Bearbeitung vorausgehend fasse ich vorerst sämtliche Arten, die von Bretscher während seiner Tätigkeit beschrieben wurden, nachstehend zusammen:

- BRETSCHER (1899): 1. *Allolobophora rhenani* nov. spec.
 2. *Allolobophora argoviense* nov. spec.
 3. *Allolobophora herculeana* nov. spec.
 4. *Allolobophora vej dovskyi* nov. spec.
 5. *Allolobophora alpestris* nov. spec.
 6. *Allolobophora nivalis* nov. spec.
- BRETSCHER (1900): 7. *Allolobophora pallida* nov. spec.
 8. *Allolobophora brunescens* nov. spec.
 9. *Allolobophora rubra* nov. spec.
 10. *Allolobophora benhami* nov. spec.
 11. *Allolobophora asconensis* nov. spec.
- BRETSCHER (1901): 12. *Dendrobaena riparia* nov. spec.
 13. *Dendrobaena lumbricoides* nov. spec.
 14. *Allolobophora aporata* nov. spec.
 15. *Allolobophora ribaucourti* nov. spec.
 16. *Octolasion hortensis* nov. spec.
- BRETSCHER (1903): 17. *Allolobophora duggelii* nov. spec.
- BRETSCHER (1905): 18. *Octolasion transpadana* Rosa v. *alpina* nov. var.

Von den hier angeführten neubeschriebenen Arten wurden bis auf *A. vej dovskyi*, *A. alpestris*, *A. benhami*, *A. asconensis* und *A. duggelii* alle übrigen unter der von Bretscher bekanntgegebenen Benennung wiedergefunden. Aus den Literaturangaben geht jedoch hervor (BRETSCHER, 1900 a, 1901, 1903, PIGUET und BRETSCHER, 1913), dass Bretscher die durch MICHAELSEN (1900) in Synonym gestellten Arten anerkannt hat und diese später bereits unter den von ihm angeführten Namen in seiner Sammlung weiterführt. Auf Grund der in der Literatur verzeichneten Fundorte, sowie der in der Sammlung angegebenen Sammelstellen konnten *A. vej dovskyi* (vergl. Inventarnummer 47) und *A. benhami* (vergl. Inventarnummer 13) ebenfalls mit grösster Wahrscheinlichkeit ausfindig und als Originalstücke identifiziert werden. Ebenfalls Originalstücken der Art *A. alpestris* bin ich

im Zoologischen Staatsinstitut und Museum von Hamburg während der Revision der Sammlung von Michaelsen unter der Inventarnummer 5104 begegnet. Vollkommen erfolglos blieben meine Bestrebungen die Art *A. asconensis* wiederzufinden. Aus der Originalbeschreibung geht leider nicht hervor, wieviel Exemplare Bretscher bei der Erstbeschreibung vorlagen. COGNETTI (1905) gibt an, zwei Originalexemplare revidiert zu haben, auf Grund deren eine Wiederbeschreibung der Art erfolgte. Es ist bedauerlich, dass gerade eine der wenigen guten Arten Bretschers, wegen Fehlen des Typenmaterials, nicht nachbestimmt werden konnte. Soweit mir bekannt ist, wurde diese Art ausser einem Fund in Portugal (ZICSI, 1965 a) in der Literatur nicht wieder erwähnt und auch das von mir bestimmte Tier zeigt in einigen Merkmalen Abweichungen so von der Beschreibung Bretschers wie von der von Cognetti. Die fünfte von mir nicht angetroffene Art ist *A. düggelii*, von der laut Originalbeschreibung bloss ein einziges Exemplar vorlag. Neuerdings berichtet OMODEO (1956) den Typus gesehen und revidiert zu haben.

Wie aus der kurzen Anführung zu ersehen ist, gelang es mir, ausser zwei Arten alle von Bretscher beschriebenen Formen wiederzufinden und einer Durchsicht zu unterwerfen. Aus der einschlägigen Literatur geht bereits hervor (MICHAELSEN, 1900, FIGUET und BRETSCHER, 1913, POP, 1947, 1948, OMODEO, 1956), dass die Stichhaltigkeit der von Bretscher aufgestellten Arten oft in Frage gestellt wurde. Nachstehend fasse ich die von anderen Autoren eliminierten bzw. als unsicher betrachteten Bretscher'schen Arten zusammen:

- MICHAELSEN (1900): *A. vej dovskyi*,
Species incerti generis: *A. herculeana*, *A. nivalis*
- FIGUET und BRETSCHER (1913): *A. aporata*, *A. argoviense*, *A. benhami*, *A. rehnani*,
A. alpestris
- POP (1947): *A. pallida*, *A. aporata*, *A. rhenani*, *A. riparia*
- POP (1948): *A. asconensis*
- OMODEO (1956): *A. pallida*, *A. aporata*, *A. nivalis*, *A. rubra*,
A. herculeana, *A. ribaucourti*, *A. brunescens*, *D. lumbricoides*, *O. hortensis*, *O. transpadanum* v.
alpina, *A. düggelii*.

Ohne auf die Wertung der einzelnen Beurteilungen hier einzugehen, gebe ich vorerst die Feststellungen meiner Revision bekannt und fasse am Ende die Ergebnisse der bisherigen und jetzigen Untersuchungen zusammen.

Während der Revision wurde ein neues Inventar der Sammlung aufgestellt, vorausgehend wird der heute gültige Name, nachstehend die mit Inventarnummern versehenen alten Bestimmungen angegeben. Bei der Benennung der Arten verfolge ich die von POP (1941) vorgeschlagene Gattungseinteilung.

Lumbricus rubellus Hoffmeister, 1843Syn. nov. *Allolobophora herculeana* Bretscher, 1899*Allolobophora ribaucourti* Bretscher, 1901

24. *L. rubellus*, Frutt, 2 Expl. — 26. *L. rubellus*, Klöntal, 1901, 3 Expl. — 39. *H. (A.) herculeanus*, Hasenberg, 1898, 1 Expl. — 40. *H. (A.) ribaucourti*, Hasenberg 1901, 1 Expl. —

Bemerkung: Bezüglich *A. herculeana* Bretscher stehen wir einer Anomalie gegenüber, die auf Grund der inneren Merkmale mit Sicherheit zur Gattung *Lumbricus* gehört. Der Gürtel erstreckt sich zwar vom 25, 26. — 31. Segment, dies ist aber die Folge einer unvollkommenen Regeneration.

Bei *A. ribaucourti* stehen wir zweifellos einem *L. rubellus* Hoffm. gegenüber.

Lumbricus castaneus (Savigny, 1826)Syn. nov. *Allolobophora brunescens* Bretscher 1900

27. *L. castaneus*, Klöntal, 1901, 4 Expl. — 28. *L. castaneus* Adestroil, 1903, 4 Espl. — 56. *H. (A.) brunescens* Hasenberg, 2 Expl.

Bemerkung: Vorliegende Exemplare waren zerschnitten, die Gürtelorgane liessen sich nur vom 15. Segment, vom Bereich der männlichen Poren zählen. Einwandfrei mit *L. castaneus* identisch.

Lumbricus meliboeus Rosa, 1884

20. — 22. *L. meliboeus*, Frutt, 1899, 4 Expl. —

Lumbricus terrestris L. 1758

17. *L. terrestris*, Zürich, 1897, 2 Expl. — 19. *L. terrestris*, Zürich, 1897, 1 Expl. — 42. *H. (A.) longus*, Zürich, 1 Expl. —

Lumbricus friendi Cognetti, 1904Syn. *Dendrobaena lumbricoides* Bretscher 1901; Omodeo (1956).

57. *H. lumbricoides*, Hasenberg, 1900, 1 Expl.

Bemerkung: Das vorliegende Exemplar ist nicht vollkommen geschlechtsreif, nur die Pubertätstuberkeln auf dem 34. und 36. Segment waren deutlich zu erkennen. Auf Grund dieses Merkmales halte ich es auch mit *L. friendi* identisch.

Eisenia eiseni (Levinsen), 1884

Syn. *Allolobophora rubra* Bretscher 1900; Omodeo (1956)

33. *H. (D.) ruber*, Ascona 1900, 2 Expl.

Eisenia foetida (Savigny), 1826

35. *E. foetida*, Ascona 1900, 4 Expl.

Dendrobaena rubida v. **subrubicunda** (Eisen), 1874

31. *H. (D.) rubidus* v. *subrubicunda*, Frutt, 3 Expl. — 32. *H. (D.) rubidus*, Frutt Spannegg, 4 Expl.

Dendrobaena alpina (Rosa), 1884

38. *Eisenia veneta* Rosa, Wädenswil, 1896, 3 Expl.

Dendrobaena octaedra (Savigny), 1826

29. *H. (D.) octaedrus*, Frutt 1899, 4 Expl. — 36. *Eisenia alpina*, Frutt, 1898, 3 Expl. —

Eiseniella tetraedra (Savigny), 1826 f. **typica**

14. *Eis. tetraedra* Sav., Rheinau, 1898, 3 Expl. — 15. *Eis. tetraedra* v. *typica* Sav., Melchsee, 1897, 3 Expl. —

Eiseniella tetraedra (Savigny), 1826 sp. juv.

16. *Eiseniella tetraedra* v. *neapolitana* Örley, 2 Expl.

Bemerkung: Bei beiden Tieren waren nur die Pubertätsstreifen entwickelt, der Gürtel hingegen nicht. Allein auf Grund dieses Merkmales, kann ich sie nicht der v. *neapolitana* einreihen.

Octolasion lacteum (Orley), 1885

7. *O. lacteum* Örley, Zürich, 1 Expl. — 9. *O. lacteum*, Fionnay, 1906, 1 Expl. —

Octolasium cyaneum (Savigny), 1826

5. *O. cyaneum* Sav., Zürich, 1896, 1 Expl. — 6. *O. cyaneum* Sav., Zürich, 2 Expl. — 8. *O. lacteum* Örley, Zürich, 1 Expl. —

Octolasium (Octodrilus) argoviense (Bretscher), 1899

12. *O. croaticum* v. *argoviense*, Turgi, 1899, 3 Expl. Paralectotypus. —

Bemerkung: Aus der Originalbeschreibung geht hervor, dass Bretscher diese Art auf Grund von mehreren Exemplaren, die unter Steinen am Ufer der Limmat bei Killwangen und Turgi gesammelt wurden, beschrieben hat. Die vorliegenden 3 Exemplare aus Turgi, sowie die, die ich während der Revision der Sammlung von Michaelsen im Zoologischen Staatsinstitut und Museum von Hamburg unter der Inventarnummer 5105, mit der Beschriftung Limmat, Schweiz, leg. Bretscher, 6 Exemplare, gesichtet habe, erlauben mir mit Sicherheit die Annahme, das Typenmaterial revidiert zu haben. Das reichliche Material, welches ich bisher von dieser Art untersucht habe (ZICSI, 1965 b, c) und die bisher bekannte Verbreitung (Schweiz, Österreich, Tschechoslowakei und Polen) berechtigen sie nicht als Varietät, sondern als Art zu betrachten.

Octolasium (Octodrilus) transpadanum (Rosa), 1884

Syn. nov. *Allolobophora nivalis* Bretscher 1899

Octolasium transpadanum v. *alpina* Bretscher 1905

2. *O. transpadanum* v. *alpinum*, Spilausee, 1904, 2 Expl. 3. *O. transpadanum* v. *alpina*, Spilausee Riemenstaldertal, 2 Expl. 4. *O. nivalis* Jochpass 2300 m, 1897, 1+1 juv. Expl. (Typus). — 11. *O. transpadanum*, Ascona, 1900, 2 Expl. —

Bemerkung: *Allolobophora nivalis* konnte einwandfrei als *O. transpadanum* identifiziert werden und wird hiermit eingezogen. Die später in der Literatur (POP, 1947, ZICSI, 1965 b, c, d) unter der Benennung *O. croaticum* v. *nivalis* angeführten Tiere wurden zum Teil einer neuen Art: *Octolasium bretscheri* Zicsi 1969 zugeteilt.

Octolasium sp. ;

13. *O. complanatum*, Ascona, 1900, 2 Expl.

Bemerkung: Auf Grund des Fundortes und der Originalbeschreibung (BRETSCHER, 1900 b), sowie meiner Nachbestimmung nehme ich an, der ursprünglichen *O. (O.) benhami* gegenüberzustehen. Der Gürtel erstreckt sich, wie dies von

Bretscher richtig angegeben wurde, vom 29. — 36. Segment, die Pubertätsstreifen vom 29. — 39. Segment. Dem geöffneten Tier fehlte tatsächlich im 11. Segment ein Paar Samensäcke. 7 Paar Samentaschen konnten ebenfalls, wenigstens auf der einen Seite des Tieres nachgewiesen werden. Höchstwahrscheinlich stehen wir hier einer guten Art gegenüber, da aber nur ein einziges vollkommen geschlechtsreifes Exemplar vorlag und dies bereits aufgeschnitten war, wäre es erforderlich, aus Ascona weiteres Material zu sammeln, um diese Frage mit Sicherheit zu entscheiden.

Allolobophora antipai* (Michaelsen), 1891, f. *typica

Syn. *Dendrobaena riparia* Bretscher 1901, (Omodeo, 1956)

58. *D. riparia*, Hasenberg, 1900, 3 Expl. — 59. *H. (D.) riparia*, Hasenberg 1900, 3 Expl. —

Bemerkung: Die von mir untersuchten Tiere unterscheiden sich von der Originalbeschreibung durch die kürzere Gürtelausdehnung (Segment 27 — 33) und durch die Zahl der Samensäcke, und zwar besitzen sie anstatt zwei Paar, auch ein drittes Paar im 9. Segment.

***Allolobophora rosea* (Savigny), 1826**

Syn. *Allolobophora alpestris* Bretscher 1899 (Zicsi, im Druck)

30. *H. (Bimastus) constrictus*, Zürich, 1897, 1 Expl. — 34. *Eisenia rosea* v. *macedonica*, Spielaussee, 1904, 2 Expl. — 37. *Eisenia rosea*, Wädenswil, 1896, 3 Expl. —

***Allolobophora handlirschi* Rosa, 1897**

Syn. *Allolobophora vejovskyi* Bretscher 1899, (Michaelsen, 1900)

Allolobophora aporata Bretscher 1901 (Piguet und Bretscher, 1913)

Allolobophora rhenani Bretscher 1899 (Pop, 1947)

Allolobophora pallida Bretscher 1900 (Pop, 1947)

46. *H. (A.) pallidus* Br. Fürstenalp, 1900, 2 Expl. — 47. *A. pallida-aporata*, Obersand, 2 Expl. — 48. *H. (D.) handlirschi* v. *rhenani*, Obersand, 3 Expl. — 49. *H. (D.) handlirschi* v. *rhenani*, Obersand, 3 Expl. —

***Allolobophora caliginosa* (Savigny), 1826**

10. *O. lacteum*, Fionnay, 1906, 1 Expl. — 44. *A. longus*, Wädenswil, 1 Expl. — 50. *H. (A.) caliginosus* Zürich, Strickhof, 1 Expl. — 51. *H. (A.) caliginosus* Schuls, 1902, 2 Expl. — 52. *H. caliginosus* v. *trapezoides*, Ascona, 1900, 1 Expl. —

Allolobophora longa Ude, 1885

19. *L. terrestris* L., Zürich, 1897, 1 Expl. — 23. *L. meliboeus* Rosa, Frutt, 1899, 1 Expl. — 41. *H. (A.) longus* Ude, Zürich, IV. 1897, 1 Expl. — 43. *H. (A.) longus*, Wädenswil, 1896, 1 Expl. —

Allolobophora chlorotica (Savigny), 1826

Syn. *Octolasion hortensis* Bretscher 1901 (Omodeo, 1956)

1. *Octolasion hortensis*, Zürich, 1897, Typus: 1 Expl. — 45. *H. (A.) chloroticus*, Turgi, 2+1 Expl. —

Allolobophora icterica (Savigny), 1826

53. *H. ictericus* Sav., Kyburg, 1902, 2 Expl. — 54. *H. (Eophila) ictericus* Sav., Satigny (Genf), 1903, 1 Expl. —

Lumbricidae sp.

55. *H. (Eophila) oculatus* Hoffm., Zürich, Letzibach, 4 Expl. Ausgetrocknet !!.

Wie vorausgehend erwähnt konnten 2 Arten nicht ausfindig gemacht werden. Es sind dies *A. asconensis* und *A. düggelii*. *A. asconensis* betrachte ich als gute Art, bewüßlich *A. düggelii* schliesse ich mich der Meinung von Omodeo (1956) an und betrachte sie auch mit *L. baicalensis* Mich. 1905 identisch.

Meine Untersuchungen haben den grössten Teil der bisher in Synonym gestellten Arten Bretschers bestätigt, bzw. ergänzt. Von den 18 neubeschriebenen Spezies sind bloss zwei Taxone, *O. (O.) argoviense* und *A. asconensis* als gute Arten anerkannt worden. *O. (O.) benhami* muss auf Grund von neuem Material vom Originalfund überprüft werden, bis dahin muss sie als fragliche Art weitergeführt werden.

ZUSAMMENFASSUNG

Die im Naturhistorischen Museum von Genf durchgeführte Revision der Regenwurm-Sammlung K. Bretschers aus dem Museum der Universität Zürich erbrachte folgende Ergebnisse:

1. Von den 18 neubeschriebenen Arten Bretschers konnten 16 Formen wiedergefunden und revidiert werden. Nicht vorgefunden wurden die Arten *A. asconensis* und *A. düggelii*.

2. Ubereinstimmend mit den in der Literatur bereits angeführten Überprüfungen und diese ergänzend, sind 15 Taxone eliminiert worden.

3. Als gute Arten sind *O. (O.) argoviense* und *A. asconensis* zu betrachten.

4. *Octolasion (O.) benhami*, die von PIGUET und BRETSCHER (1913) zu. *O. complanatum* (Ant. Dug.) 1828 gestellt wurde, wird als fragliche Art angesehen. Nur weitere vom Originalfundort stammende Exemplare können die Stichhaltigkeit dieser Art entscheiden.

RÉSUMÉ

La révision de la collection de Lombricidés de K. Bretscher, empruntée au Musée de Zürich, a été faite au Musée de Genève avec les résultats suivants:

1. 16 des 18 espèces décrites par Bretscher ont pu être identifiées et réexaminées. *A. asconensis* et *A. düggelii* n'ont pas été retrouvées.

2. 15 taxa ont été éliminés, ce qui confirme les publications récentes et les complète.

3. Les espèces *O. (O.) argoviense* et *A. asconensis* devraient être considérées comme valides.

4. *Octolasion (O.) benhami*, mis en synonymie de *O. complanatum* (Ant. Dug.) 1828, par PIGUET et BRETSCHER (1913), devrait être considéré comme douteux; sa validité ne peut être décidée que par l'examen de nouveaux spécimens de la localité-type.

SUMMARY

The revision of K. Bretscher's Lumbricid collection from the University Museum of Zürich, accomplished in the Natural History Museum of Geneva, gave the following results:

1. Of 18 species described by Bretscher, 16 could be identified and re-examined. The species *A. asconensis* and *A. düggelii* could not be found.

2. According to corrections published already in the literature and completing these, 15 taxa were eliminated.

3. The species *O. (O.) argoviense* and *A. asconensis* ought to be considered as valid.

4. *Octolasion (O.) benhami*, relegated by PIGUET and BRETSCHER (1913) to *O. complanatum* (Ant. Dug.) 1828, should be regarded as dubious. Only further specimens originating from the type-locality may decide the validity of the species.

SCHRIFTTUM

- BRETSCHER, K. 1899. *Beitrag zur Kenntnis der Oligochaeten-Fauna der Schweiz*. Rev. Suisse Zool. 6: 360-426.
- 1900a. *Mitteilungen über die Oligochaetenfauna der Schweiz*. Rev. Suisse Zool. 8: 1-50.
- 1900b. *Südschweizerische Oligochaeten*. Rev. Suisse Zool. 8: 435-460.
- 1901. *Beobachtungen über Oligochaeten der Schweiz*. Rev. Suisse Zool. 9: 189-223.
- 1903. *Beobachtungen über die Oligochaeten der Schweiz. VII. Folge*. Rev. Suisse Zool. 11: 1-21.
- 1905. *Beobachtungen über die Oligochaeten der Schweiz. IX. Folge*. Rev. Suisse Zool. 13: 663-667.
- COGNETTI DE MARTIIS, L. 1905. *Lombrichi liguri del Museo Civico di Genova*. Ann. Mus. Civ. Genova, 2: 102-127.
- MICHAELSEN, W. 1900. *Oligochaeta*. In: *Das Tierreich*. Lief. 10. p. 575.
- OMODEO, P. 1956. *Contributo alla revisione dei Lumbricidae*. Arch. Zool. Ital. 41: 129-212.
- PIGUET, E. et K. BRETSCHER. 1913. *Oligochètes*. In: *Catal. Inv. de la Suisse*. Mus. Hist. Nat. Genève, 7: 164-215.
- POP, V. 1941. *Zur Phylogenie und Systematik der Lumbriciden*. Zool. Jahrb. /Syst./ 74: 487-522.
- 1947. *Die Lumbriciden der Ostalpen*. An. Ac. Rom. Bucuresti. Mem. Sec. Sti. 22: 1-22.
- 1948. *Allolobophora mehadiensis Rosa v. boscaiui une nouvelle Variété de Lumbricide et ses affinités*. Bul. Soc. Sti. Cluj, 10: 104-109.
- ZICSI, A. 1965a. *Eine neue Regenwurm-Art aus Portugal (Oligochaeta: Lumbricidae)*. Acta Zool. Hung. 11: 217-225.
- 1965b. *Beiträge zur Kenntnis der Lumbricidenfauna Österreichs*. Opusc. Zool. Budapest, 5: 247-265.
- 1965c. *Die Lumbriciden Oberösterreichs und Österreichs unter Zugrundlegung der Sammlung Karl Wesselys mit besonderer Berücksichtigung des Linzer Raumes*. Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz, 1965, 125-201.
- 1965d. *Bearbeitung der Lumbriciden-Sammlung des Naturhistorischen Museums von Wien*. Opusc. Zool. Budapest, 5: 267-272.
- 1969. *Beitrag zur Revision der Regenwurm-Sammlung Karl Wesselys im OÖ. Landesmuseum zu Linz*. Naturkundliches Jahrbuch der Stadt Linz, 1969, 69-76.

Les Pompilides de la collection H. Tournier (Hym.) 2^e partie

par

Jacques de BEAUMONT

Lausanne

En 1946, j'ai publié une étude sur une partie des Pompilides de la collection H. TOURNIER, déposée au Muséum d'Histoire naturelle de Genève; ce travail était consacré aux Pompilinae de l'Europe centrale et à certaines espèces méditerranéennes qui leur sont apparentées. Depuis lors, mon attention s'est portée sur le Sphécides, et c'est tardivement que je donne une suite à mon premier travail. Entre temps, mon collègue WOLF a pu tirer au clair les espèces de TOURNIER appartenant au sous-genre *Arachnospila* Kincaid (1964) et au genre *Anospilus* Haupt (1966). Le présent travail traite principalement des espèces méditerranéennes que TOURNIER rattachait au genre *Pompilus* et qui n'ont pas été étudiées dans les contributions signalées ci-dessus.

J'ai procédé comme dans mon travail de 1946, en groupant les espèces selon leurs affinités, en indiquant pour chacune d'elles la page de l'« Entomologiste genevois » où elle est décrite, son numéro d'ordre, les localités indiquées par TOURNIER, les spécimens qui se trouvent dans la collection et des remarques. J'ai pensé qu'un tableau récapitulatif de toutes les espèces décrites par TOURNIER dans son inutilisable table des *Pompilus s.l.* serait utile.

Ce travail est complété par des renseignements plus ou moins complets sur les espèces que TOURNIER rattachait à d'autres genres que *Pompilus*. Ces notes préliminaires demanderont à être complétées par la suite. Là aussi, j'ai placé les espèces dans les genres dont elles doivent faire partie selon la terminologie actuelle.

J'exprime ma gratitude à mon collègue H. Wolf, à Plettenberg, qui a bien voulu m'aider de ses conseils avisés.

Agenioideus Ashmead**mauritanicus** Tourn.

P. 158, n° 3. Tanger.

Une ♀ (lectotype) de Tanger. TOURNIER sépare cette espèce d'*A. (Gymnocharaxes) apicalis* van der Linden par les ailes fortement enfumées, le clypéus à bord antérieur régulièrement cintré (et non obsolètement échancré au milieu), la grande taille: 15 mm au lieu de 12 à 13.

Les ailes sont en effet très enfumées dans la région des cellules, ce qui est dû en partie au fait qu'il s'agit d'un spécimen usé; cette usure peut expliquer aussi la forme tout à fait tronquée du clypéus. Ce qui distingue surtout cette ♀ des *apicalis* que j'ai eu l'occasion d'examiner est la striation plus fine et plus dense de toute la partie postérieure du propodéum. Cependant, comme il y a une certaine variation de la striation chez *apicalis*, on peut admettre, jusqu'à preuve du contraire, que *mauritanicus* n'est qu'une forme individuelle d'*apicalis* et qu'il tombe donc en synonymie.

lichtensteini Tourn.

P. 162, n° 16. Montpellier.

La collection renferme une ♀ sans abdomen, provenant de Montpellier (LICHTENSTEIN), désignée comme lectotype, et un ♂ de même origine. Ainsi que me le signale M. WOLF après examen du type, il s'agit d'un exemplaire de petite taille d'*A. (Eggsomma) ciliatus* Lepeletier.

Pompilus Fabricius

Je conserve à ce genre un sens assez large, tel qu'il était encore généralement admis il y a peu de temps, en y laissant les espèces que PRIESNER (1966) et WOLF classent maintenant dans le genre *Arachnospila* Kincaid. Même si la parenté entre *Pompilus s.s. (plumbeus)* et les autres espèces n'est peut être pas très étroite, je trouve très regrettable de restreindre à une ou deux espèces seulement un nom générique familier à tous les entomologistes, tandis qu'*Arachnospila* n'est connu que des spécialistes. N'oublions pas l'aspect pratique de la taxonomie, qui doit parfois l'emporter sur des considérations phylétiques, toujours sujettes à des révisions.

divaricatus Tourn.

P. 166, n° 28. France méridionale.

Une ♀ du Bas Languedoc (lectotype) est un exemplaire à abdomen noir de *P. (Alpinopompilus) nudus* Tournier. Deux ♀ de Tanger appartiennent à l'espèce suivante.

faustus Tourn.

P. 168, n° 33. Tanger, Maroc.

Dix ♀ de Tanger, dont une a été désignée comme lectotype. Au Maroc, j'ai moi-même récolté 2 ♂ et 10 ♀ de cette espèce et, en Espagne méridionale (Marbella), 3 ♀ qui me paraissent aussi s'y rattacher. *P. faustus* est un *Alpinopompilus* très voisin de *nudus* Tourn.; la ♀ s'en distingue entre autres par le peigne du tarse 1 plus développé (4 épines au métatarse), la tête plus rétrécie derrière les yeux, le vertex, vu de face, plus aplati. Le ♂ a une plaque génitale très semblable à celle de *nudus*; comme chez la ♀, la tête est un peu plus brusquement rétrécie derrière les yeux. M. WOLF a bien voulu m'envoyer à l'examen un paratype de *latifrons*, espèce qu'il a décrite du Maroc, et j'ai pu constater qu'elle était synonyme de *faustus*.

glaphyrus Tourn.

P. 169, n° 34. Tanger, Maroc.

Une ♀ de Tanger (lectotype) est un exemplaire de *faustus* Tourn.

vaucheri Tourn.

P. 196, n° 57 (recte 58). Tanger.

Une ♀ lectotype de Tanger; une autre ♀, déterminée par TOURNIER, provenant de Barcelone, est une espèce différente.

Le sous-genre *Mealnospila* Wolf, auquel appartient cette espèce, devrait être étudié à nouveau; en effet, HAUPT (1933) lui a consacré une étude, mais a commis des erreurs. Pour l'instant, je voudrais caractériser très brièvement les 2 espèces de TOURNIER qui se rattachent à ce sous-genre.

La ♀ de *vaucheri* a les 2 premiers tergites en grande partie rouges, les pattes noires, les ailes très fortement enfumées; son métatarse antérieur porte 4 épines assez longues; serait-ce *subocellatus* Haupt?

tibialis Tourn.

P. 197, n° 61. Palma, Baléares; Tanger.

La collection renferme 4 ♀ de Palma, l'une désignée comme lectotype, et 2 ♀ provenant d'une autre localité de l'île de Majorque, toutes identifiées par

TOURNIER. Le nom, préoccupé, a été changé en *gymnesiae* par DALLA TORRE. La ♂ est une *Melanospila* bien caractérisée par sa coloration: l'abdomen rappelle celui d'*Anoplus viaticus* L., les tibias postérieurs sont rouges; il n'y a que 3 épines au peigne du métatarse I. Le Muséum de Genève possède une grande série d'individus provenant de Sétif (Algérie), qui me paraissent appartenir à la même forme; les ♀ ont une coloration semblable; les ♂ ont le premier tergite et les pattes noirs.

Dicyrtomellus Gussakovskij

litatus Tourn.

P. 169, n° 35. Sarepta, Russie méridionale.

Une ♀ (lectotype) de cette localité. C'est sur la suggestion de M. WOLF que je place *litatus* dans le genre *Dicyrtomellus*. La ♀ type présente en effet un peigne pulvillaire bien développé et un peigne tarsal formé, sur le métatarse, de 5 épines spatulées. Par contre le propodéum est plus allongé et beaucoup moins tronqué que chez les autres espèces du genre que je connais. On peut noter encore: les mandibules sont longues et peu courbées, avec 2 petites dents au bord interne; le métatarse I n'a pas de longues épines à la face inférieure; la dent des griffes est très peu développée; le dernier article des tarses est pourvu de petites épines à la face inférieure; l'abdomen est noir et dépourvu de pruinosité argentée; le propodéum montre de chaque côté au moins une dizaine de longs poils noirs.

Evagetes Lepeletier

tumidosus Tourn.

P. 208, n° 86. Montpellier.

Une ♀ de cette localité (lectotype). WOLF (1961) a introduit dans son travail sur les *Evagetes* cette espèce dont la ♀ est bien caractérisée entre autres par son labre déprimé au milieu, les joues longues, le postnotum entièrement caché au milieu par le postscutellum, et sa pilosité. La nervulation est assez variable chez les individus de la France méridionale que j'ai examinés; la première nervure cubitale transverse est tantôt régulièrement courbée, tantôt assez nettement coudée; la 3^e cellule cubitale est parfois très étroite.

veraculus Tourn.

P. 211, n° 94. Montpellier.

Une ♀ de cette localité (lectotype). Il s'agit d'un grand exemplaire de *tumidosus* Tourn.

stellatus Tourn.

P. 211, n° 95. Montpellier.

Deux ♀ de cette localité, l'une désignée comme lectotype. Le nom a été changé en *stellulatus* par DALLA TORRE, car TOURNIER avait déjà employé le nom de *stellatus*, quelques pages avant, pour une autre espèce. Le *stallatus* de la p. 211 est synonyme de *tumidosus* Tourn.

turgidus Tourn.

P. 195, n° 57. Montpellier.

Une ♀ (lectotype) de cette localité; une autre ♀, de la même localité, figure dans la collection sous le nom in litt. de *exagitatus* Tourn. J'ai moi même capturé une ♀ à Banyuls-sur-Mer (Pyr. Or.) et une ♀ à Carpentras; un ♂ de cette dernière localité pourrait appartenir à cette espèce. Dans un travail actuellement sous presse (1970), WOLF introduit cette espèce dans le genre *Evagetes*. C'est sans doute là qu'elle est le mieux placée, mais elle occupe cependant une place à part; il s'agit en effet d'une forme très particulière, sur laquelle je donne ici quelques brèves indications.

La ♀ est de petite taille: 5 mm; l'extrémité du clypéus et la base de l'abdomen sont rouges; la pilosité est très peu développée; il n'y a nulle part de longs poils dressés; la pruinosité argentée, très fine, est assez développée, en particulier sur le propodéum. Le front est très bombé, la tête très développée en arrière des yeux; ocelles en angle très obtus; antennes courtes; pronotum à bord postérieur faiblement arqué; propodéum court et assez aplati en arrière; pattes courtes et trapues; les articles des tarses antérieurs sont très courts, avec des épines épaisses et courtes: 2 sur l'arête externe du métatarse, 1 sur les articles suivants; à toutes les pattes, le 5^e article des tarses est dépourvu d'épines à sa face inférieure; pulvilli et peigne pulvillaire très peu développés; griffes avec une petite dent.

Pedinaspis Kohl**damryi** Tourn.

P. 159, n° 8. Sardaigne.

La collection renferme 3 ♀ de Sassari, l'une désignée comme lectotype. Une bonne description de la ♀ a été donnée par MONTET (1925) et par WOLF (1961), mais le ♂ attribué à cette espèce par MONTET est en réalité *Anoplius viaticus immixtus* Tournier (= *haupti* Guiglia). GUIGLIA (1941) a montré que c'est cette espèce qui est le véritable *holomelas* Costa et c'est ce nom qu'elle doit porter. J'ajouterai que ce pourrait n'être qu'une race mélanisante (comme il y en a tant

en Sardaigne et en Corse) de *crassitarsis* Costa; si cela s'avérait exact, *crassitarsis*, postérieur en date, tomberait au rang de sous-espèce de *holomelas*.

Anoplius Dufour

violaceiventris Tourn.

P. 158, n° 7. Tanger, Maroc.

Une ♀ (lectotype), de Tanger, en assez mauvais état; les tibias et tarses I manquent. Comme l'indique TOURNIER, les ailes sont assez fortement enfumées, à reflets violets avec une bordure plus foncée à peine distincte. L'abdomen, par contre, n'a pas de reflets bleus et ne montre pas de pruinosité grise. Les tarses antérieurs manquent, mais, comme TOURNIER dit qu'ils ne sont pas pectinés, c'est dans le sous-genre *Anoplius* s.s. que se place cette espèce, sur laquelle je puis donner quelques indications. Elle se distingue en particulier des autres espèces d'Europe par une microsculpture plus forte du propodéum qui apparaît de ce fait tout à fait mat, sauf près de son bord postérieur. Les articles des antennes sont longs, plus longs même que chez *concinus* Dahlbom. Le stigma est plus petit que chez cette espèce, la 3^e cellule cubitale assez largement tronquée. La tête est peu développée en arrière des yeux; POL:OOL = 6:7. La pilosité est à peine plus développée que chez *nigerrimus* Scopoli.

clancularius Tourn.

P. 160, n° 11. Tanger, Maroc.

Une ♀ de Tanger (lectotype), en assez mauvais état de conservation. Un *Pompilus* s.l. ♀ qui n'a pas de peigne au tarse antérieur et pas de fortes soies dressées sur le 6^e tergite devrait être un *Anoplochares*; je fais cependant l'hypothèse que *clancularius* est un *Anoplius* dont les soies du 6^e tergite ont été brisées, probablement post mortem. Il faut remarquer en effet que le 6^e tergite des *Anoplochares* est brillant et à peu près glabre, tandis que celui des *Anoplius* est mat, ce qui est dû à une fine et dense ponctuation, accompagnée d'une courte et dense pilosité; c'est cette structure que l'on voit chez *clancularius* et, en cassant les soies d'une ♀ d'*Anoplius nigerrimus* avec une épingle, on obtient un 6^e tergite tout à fait semblable à celui de *clancularius*. D'autre part, le pulvillus et le peigne pulvillaire très développés sont une indication en faveur d'*Anoplius*.

Je pense maintenant que cette ♀ de *clancularius* est un exemplaire de *violaceiventris* Tourn., de taille un peu plus grande que le type de cette espèce. En effet, cette ♀ a la sculpture du propodéum, les antennes longues, la structure de la tête et du clypéus, la pilosité semblables à ce que l'on voit chez *violaceiventris*. Les ailes sont un peu moins enfumées; la tête est un peu plus développée en arrière des yeux, ce qui peut être dû à la taille plus grande.

aeruginosus Tourn.

P. 196, n° 59. Tanger.

Trois ♀ de cette localité, l'une désignée comme lectotype. Cette espèce, comme les 3 suivantes, est synonyme d'*A. (Pompilinus) dispar* Dahlbom.

vivus Tourn.

P. 197, n° 60. Mont de Marsan.

Une ♀ de cette localité (lectotype).

aerarius Tourn.

P. 201, n° 69. Marseille.

Une ♀ de cette localité (lectotype).

xysticus Tourn.

P. 215, n° 105. Montpellier.

Une ♀ de cette localité (lectotype).

calcatus Tourn.

P. 201, n° 70. Mont de Marsan.

Une ♀ de cette localité (lectotype), est synonyme, comme les 4 suivantes de l'espèce que l'on nomme (peut être à tort) *A. (Pompilinus) infuscatus* van der Linden.

onus Tourn.

P. 202, n° 71. Philippeville, Algérie; Tanger, Maroc.

Une ♀ de Philippeville (lectotype) et 2 ♀ de Tanger.

utendus Tourn.

P. 204, n° 78. Montpellier.

Deux ♀ de cette localité, l'une désignée comme lectotype.

argentatus Tourn.

P. 205, n° 79. Mont de Marsan.

Une ♀ de cette localité (lectotype) et 1 ♀ de même provenance.

stellatus Tourn.

P. 205, n° 80. Montpellier.

Une ♀ de cette localité (lectotype).

TABLEAU RÉCAPITULATIF DES POMPILIDES DÉCRITS PAR TOURNIER
DANS SA TABLE DE DÉTERMINATION DU GENRE POMPILUS

Les espèces sont arrangées par ordre alphabétique, précédées du numéro de la page de l'*Entomologiste genevois* où elles sont décrites. A droite se trouve le nom sous lequel elles doivent être désignées actuellement, suivi de l'indication du travail dans lequel la synonymie a été établie; B.46: mon travail de 1946; B.70: le présent travail; W. 61, 64, 66: travaux du WOLF.

172.	<i>P. aequatus</i> T.	<i>Episyron rufipes</i> L. B.46
201.	<i>P. aerarius</i> T.	<i>Anoplius (Pompilinus) dispar</i> Dahlb. B.70
196.	<i>P. aeruginosus</i> T.	<i>Anoplius (Pompilinus) dispar</i> Dahlb. B.70
206.	<i>P. aerumnatus</i> T.	<i>Pompilus (Boreopompilus) trivialis</i> Dahlb. B.46
205.	<i>P. argentatus</i> T.	<i>Anoplius (Pompilinus) infuscatus</i> Lind. B.70
217.	<i>P. arrogans</i> T.	<i>Pompilus (Arachnospila) fumipennis</i> Zett. W.64
178.	<i>P. Aurivilliusi</i> T.	<i>Pedinaspis crassitarsis</i> Costa W.61
202.	<i>P. ausus</i> T.	<i>Pompilus (Aridopompilus) ausus</i> Tourn. B.46
216.	<i>P. butaurus</i> T.	<i>Pompilus (Arachnospila) fumipennis</i> Zett. W.64
201.	<i>P. calcatus</i> T.	<i>Anoplius (Pompilinus) infuscatus</i> Lind. B.70
208.	<i>P. cephalotes</i> T.	<i>Evagetes magretti</i> Kohl B.46
169.	<i>P. Chevieri</i> T.	<i>Pompilus (s.s.) plumbeus</i> F. B.46
160.	<i>P. clancularius</i> T.	<i>Anoplius (s.s.) violaceipennis</i> Tourn. B.70
171.	<i>P. compressus</i> T.	<i>Episyron rufipes ephialtes</i> D.T. B.46
165.	<i>P. contemptus</i> T.	<i>Evagetes contemptus</i> Tourn. B.46
204.	<i>P. Crombaci</i> T.	<i>Pompilus (Ammosphex) anceps</i> Wesm. B.46
159.	<i>P. Damryi</i> T.	<i>Pedinaspis holomelas</i> Costa B.70
162.	<i>P. declivus</i> T.	<i>Agenioideus (s.s.) sericeus</i> Lind. B.46
198.	<i>P. delatorius</i> T.	<i>Anoplius (Pompilinus) viaticus</i> L. B.46
167.	<i>P. difficilis</i> T.	<i>Evagetes contemptus</i> Tourn. B.46
166.	<i>P. divaricatus</i> T.	<i>Pompilus (Alpinopompilus) nudus</i> Tourn. B.70
159.	<i>P. excerptus</i> T.	<i>Anoplius (s.s.) nigerrimus</i> Scop. B.46
216.	<i>P. expletus</i> T.	<i>Pompilus (Ammosphex) anceps</i> Wesm. B.46
168.	<i>P. faustus</i> T.	<i>Pompilus (Alpinopompilus) faustus</i> Tourn. B.70
207.	<i>P. fictus</i> T.	<i>Evagetes proximus</i> Dahlb. B.46
171.	<i>P. funerarius</i> T.	<i>Episyron funerarius</i> Tourn. B.46
172.	<i>P. gallicus</i> T.	<i>Episyron gollicus</i> Tourn. B.46
162.	<i>P. Gaullei</i> T.	<i>Agenioideus (s.s.) sericeus</i> Lind. B.46

169. *P. glaphyrus* T. *Pompilus (Alpinopompilus) faustus* Tourn. B.70
 160. *P. haereticus* T. *Anoplius (s.s.) concinnus* Dahlb. B.46
 209. *P. hastarius* T. *Evagetes contemptus* Tourn. B.46
 164. *P. immixtus* T. *Anoplius (Pompilinus) viaticus immixtus* Tourn. B.46
 168. *P. inaspectus* T. *Anospilus (s.s.) orbitalis luctigera* Costa W.66
 157. *P. indagatus* T. *Agenioideus (Gymnochaes) apicalis* Lind. B.46
 177. *P. indelictus* T. *Evagetes contemptus* Tourn. B.46
 194. *P. indeptus* T. *Evagetes magretti* Kohl B.46
 203. *P. insulsus* T. *Anospilus (s.s.) orbitalis* Costa W.66
 166. *P. insusceptus* T. *Anospilus (s.s.) orbitalis luctigera* Costa W.66
 163. *P. intactus* T. *Anospilus (s.s.) intactus* Tourn. W.66
 207. *P. intentus* T. *Pompilus (Alpinopompilus) alpinus* Kohl B.46
 214. *P. laticornis* T. *Evagetes pectinipes* L. B.46
 162. *P. Lichtensteini* T. *Agenioideus (Eggysomma) ciliatus* Lepeletier B.70
 169. *P. litatus* T. *Dicyrtomellus litatus* Tourn. B.70
 203. *P. longicornis* T. *Pompilus (Anoplochaes) minutulus* Dahlb. B.46
 219. *P. lustricus* T. *Pompilus (Ammosphex) anceps* Wesm. B.46
 158. *P. madidus* T. *Agenioideus (Gymnochaes) apicalis* Lind. B.46
 158. *P. mauritanicus* T. *Agenioideus (Gymnochaes) apicalis* Lind. B.70
 164. *P. moderatus* T. *Anospilus (s.s.) orbitalis luctigera* Costa W.66
 202. *P. Montandoni* T. *Anospilus (s.s.) orbitalis* Costa W.66
 206. *P. montanus* T. *Evagetes proximus* Dahlb. B.46
 219. *P. navus* T. *Pompilus (Ammosphex) anceps* Wesm. B.46
 165. *P. notorius* T. *Anospilus (s.s.) orbitalis luctigera* Costa W.66
 165. *P. nudus* T. *Pompilus (Alpinopompilus) nudus* Tourn. B.46
 202. *P. onus* T. *Anoplius (Pompilinus) infuscatus* Lind. B.70
 218. *P. opinatus* T. *Pompilus (Saxatipompilus) opinatus* Tourn. B.46
 200. *P. pleropicus* T. *Anoplius (Pompilinus) viaticus* L. B.46
 209. *P. praematurus* T. *Evagetes contemptus* Tourn. P.46
 174. *P. pygidialis* T. *Episyron rufipes* 7. *maculatus* Dahlb. B.46
 219. *P. radiosus* T. *Pompilus (Ammosphex) anceps* Wesm. B.46
 210. *P. reservatus* T. *Evagetes contemptus* Tourn. B.46
 214. *P. rivularis* T. *Evagetes contemptus* Tourn. B.46
 175. *P. rufipes* L. var. *simplex* T. *Episyron ordinarius* Priesn. B.46
 207. *P. sabulosus* T. *Evagetes proximus* Dahlb. B.46
 176. *P. sareptanus* T. *Batozonellus lacerticida* Pall. B.46
 217. *P. saxeus* T. *Pompilus (Ammosphex) anceps* Wesm. B.46
 210. *P. scrupus* T. *Evagetes contemptus* Tourn. B.46
 210. *P. sordidatus* T. *Evagetes contemptus* Tourn. B.46
 205. *P. stellatus* T. *Anoplius (Pompilinus) infuscatus* Lind. B.70

211.	<i>P. stellatus</i> T.	<i>Evagetes tumidosus</i> Tourn. B.70
159.	<i>P. tenuicornis</i> T.	<i>Anoplius</i> (s.s.) <i>tenuicornis</i> Tourn. B.46
197.	<i>P. tibialis</i> T.	<i>Pompilus</i> (<i>Melanospila</i>) <i>gymnesiae</i> D.T. B.70
208.	<i>P. tumidosus</i> T.	<i>Evagetes tumidosus</i> Tourn. B.70
195.	<i>P. turgidus</i> T.	<i>Evagetes turgidus</i> Tourn. B.70
214.	<i>P. uberatus</i> T.	<i>Evagetes pectinipes</i> L. B.46
178.	<i>P. usurarius</i> T.	<i>Agenioideus</i> (s.s.) <i>usurarius</i> Tourn. B.46
204.	<i>P. utendus</i> T.	<i>Anoplius</i> (<i>Pompilinus</i>) <i>infuscatus</i> Lind. B.69
200.	<i>P. valesiacus</i> T.	<i>Anoplius</i> (<i>Pompilinus</i>) <i>viaticus paganus</i> Dahlb. B.46
203.	<i>P. vascellus</i> T.	<i>Pompilus</i> (<i>Anoplochares</i>) <i>minutulus</i> Dahlb. B.46
196.	<i>P. Vaucheri</i> T.	<i>Pompilus</i> (<i>Melanospila</i>) <i>vaucheri</i> Tourn. B.70
211.	<i>P. veraculus</i> T.	<i>Evagetes tumidosus</i> Tourn. B.70
213.	<i>P. vetitus</i> T.	<i>Evagetes proximus</i> Dahlb. B.46
199.	<i>P. viaticus</i> L. var. <i>femoralis</i> T.	<i>Anoplius</i> (<i>Pompilinus</i>) <i>viaticus paganus</i> Dahlb. B.46
198.	<i>P. viaticus</i> L. var. <i>nigripennis</i> T.	<i>Anoplius</i> (<i>Pompilinus</i>) <i>viaticus nigripennis</i> Tourn. B.46
213.	<i>P. vicus</i> T.	<i>Evagetes contemptus</i> Tourn. B.46
212.	<i>P. villicus</i> T.	<i>Evagetes contemptus</i> Tourn. B.46
158.	<i>P. violaceiventris</i> T.	<i>Anoplius</i> (s.s.) <i>violaceiventris</i> Tourn. B.70
197.	<i>P. vivus</i> T.	<i>Anoplius</i> (<i>Pompilinus</i>) <i>dispar</i> Dahlb. B.70
212.	<i>P. xenodochus</i> T.	<i>Evagetes pilosellus</i> Wesm. B.46
215.	<i>P. xycticus</i> T.	<i>Anoplius</i> (<i>Pompilus</i>) <i>dispar</i> Dahlb. B.70
215.	<i>P. zonarius</i> T.	<i>Evagetes pectinipes</i> L. B.46

Il résulte de ces données que, sur 90 espèces ou variétés décrites par TOURNIER dans sa table (heureusement inachevée !) des *Pompilus*, 17 seulement restent valables :

Agenioideus usurarius, *Pompilus ausus*, *nudus*, *faustus*, *opinatus*, *vaucheri*, *Anospilus intactus*, *Dicyrtomellus litatus*, *Evagetes contemptus*, *tumidosus*, *turgidus*, *Anoplius tenuicornis*, *violaceiventris*, *viaticus nigripennis*, *viaticus immixtus*, *Episyron funerarius*, *gallicus*.

Deux espèces sont valables, mais ont vu leur nom changé pour raison d'homonymie : *Pompilus tibialis*, *Episyron compressus*. Parmi les 71 qui restent, l'une ou l'autre pourra peut être désigner une sous-espèce, mais la grande majorité tombe définitivement en synonymie. Ce grand déchet s'explique surtout par le manque d'esprit critique de TOURNIER, pour qui de petites différences de coloration ou de nervulation semblaient avoir une signification spécifique. Rendons cependant hommage à l'activité intense de cet amateur qui s'était formé, isolé, dans des domaines variés de l'entomologie.

Comme je l'ai indiqué dans la préface, je donne maintenant quelques indications préliminaires sur des espèces placées par TOURNIER dans d'autres genres que *Pompilus*.

Schistonyx de Saussure

A la suite de sa table de détermination des *Ferreola*, TOURNIER (1895) décrit un *Pompilus Perezi* ♀, provenant de Tanger. La collection renferme 3 ♂ et 8 ♀ de cette localité, qui sont des *Schistonyx umbrosus* Klug; on pourra peut-être considérer cette forme comme sous-espèce.

Pedinaspis Kohl

Malgré les travaux de MONTET (1925), HAUPT (1937) et WOLF (1961), tout n'est pas encore clair, à mon avis, dans ce genre, mais il ne m'est pas possible d'entreprendre la mise au point nécessaire.

TOURNIER a décrit deux espèces qu'il place dans son genre *Meracus*: *bucephalus* (1889b et c) et *alligatus* (1889b). Il me semble que ces espèces n'ont pas été correctement interprétées. Les types de *bucephalus* correspondent très probablement à l'espèce nommée *proximatus* Smith par HAUPT et par WOLF; la ♀ unique d'*alligatus* pourrait bien être l'espèce décrite par Haupt sous le nom de *lusitanicus*. L'étude des types de *proximatus* Smith et *operculatus* Klug serait nécessaire pour l'établissement définitif des synonymies dans ce groupe.

Je rappelle que *Pompilus aurivilliusi* Tournier, de même que 4 espèces nommées in coll. par TOURNIER, mais décrites par MONTET: *moraguesi* ♀♂, *botanisimus* ♀♂, *barcelonicus* ♀ et *dissimulatus* ♀ sont de simples variétés de coloration de *crassitarsis* Costa (WOLF 1961); *barcelonicus* ♂ est un *Anospilus*; quant aux 2 ♂ de *dissimulatus* Montet, ils ont été décrits par HAUPT comme *Anospilus geminus* et *Anospilus temporalis*; ce sont tous deux des *Pompilus* (*Boreopompilus*) *silvanus* Kohl.

J'ai parlé ci-dessus de *damryi* Tournier.

Evagetes Lepeletier et Tachyagetes Kohl

Les espèces d'*Evagetes* de TOURNIER ont été revues par MONTET (1926). Comme l'a indiqué cet auteur, *sabulosus* Tourn. (type de Peney) est synonyme de l'espèce que TOURNIER nommait *bicolor* Lepeletier, et qui doit s'appeler *dubius* van der Linden; quant à *filicornis* Tourn. (type de Peney), il est devenu le type du genre *Tachyagetes*, dans lequel doit aussi se placer *grandis* Tourn. (type de Sarepta).

Telostegus Costa

T. niger Tourn. (type de Syracuse), décrit primitivement comme *Evagetes*, est, comme l'a indiqué HAUPT (1926-27), le ♂ de *major* Costa (qui devra probablement prendre le nom d'*inermis* Brullé).

Aporus Spinola

Bien qu'ayant été étudié par MONTET (1926) et par HAUPT (1930), ce genre mériterait une nouvelle révision.

Eoferreola Arnold

En 1895, TOURNIER a publié une table, basée uniquement sur des caractères chromatiques, des espèces qu'il rattache au genre *Ferreola* Lepeletier; les unes sont des *Eoferreola* Arnold, subgen. *Tea* Pate, les autres des *Ferreola* Lepeletier (*Platyderes* Guérin nec Stephens). Parmi les *Eoferreola*, 3 espèces sont nouvelles: *lichtensteini* ♀ (type de Montpellier), *mixta* ♂ (type d'Oran) et *tournieri* ♀ (type d'Oran). HAUPT (1926-27) met en synonymie *lichtensteini* avec *caucasica* Radoszkowski; il admet que *tournieri* (ainsi que *nubila* et *pici* qui sont des *Ferreola* !) est synonyme de *manticata* Pallas, tandis que *mixta* serait une forme mélanique de cette espèce. Ces interprétations sont très probablement erronées; l'examen des types montre qu'il s'agit de bonnes espèces ou de sous-espèces bien différenciées, qui devront être tirées au clair à l'occasion d'une révision bien nécessaire des espèces de ce genre. J'ai retrouvé dans le midi de la France et en Afrique du nord ces formes décrites trop brièvement par TOURNIER. Je voudrais signaler ici que la forme des arêtes du propodéum varie beaucoup au sein d'une même espèce, ce que j'ai constaté en étudiant de nombreux spécimens de *rhombica* Christ d'une même population du Valais.

Ferreola Lepeletier

Dans le travail cité ci-dessus, TOURNIER décrit comme nouvelles les formes suivantes qui doivent se rattacher au genre *Ferreola* Lep.: *nubila* ♂♀ (types de Tanger), *nubila* v. *obscura* (types de Tanger) et *pici* ♀ (types d'Algérie). L'étude des exemplaires de la collection m'a montré que *nubila* est très probablement synonyme d'*orchesica* Kohl et *pici* de *sagax* Kohl; l'examen des types de KOHL serait cepen-

dant nécessaire, de même qu'il faudrait préciser l'identité d'*algira* Lepeletier, et éventuellement de *Pompilus dimidiatus* Fabricius.

Homonotus Dahlbom

TOURNIER a décrit (1899b et c) *Wesmaelinus costae* d'après un ♂ et une ♀ de Sicile. Ce nom a été changé (inutilement puisque les homonymes appartiennent à d'autres genres) en *wettsteini* par DALLA TORRE. L'examen des types montre que la ♀ est une *Eoferreola*, très probablement *manticata* Pallas, tandis que le « ♂ » est une ♀ d'*Homonotus*, de 10 mm de longueur, à pronotum rouge.

Ctenocerus Dahlbom

Dans ce genre, qu'il nomme *Micropteryx* Lepeletier, TOURNIER a placé, à côté de « *brevipennis* Fabricius » et « *bicolor* Smith », une espèce nouvelle: *bifasciatus*. Alors que SUSTERA (1913) considère que ce dernier est une variété de *bicolor* Smith, GINER MARI (1945) admet *bifasciatus* comme bonne espèce, avec une var. *immaculata*, correspondant au *bicolor* des auteurs.

RÉSUMÉ

Une deuxième étude des Pompilides de la collection TOURNIER, déposée au Muséum de Genève, a permis d'admettre comme valables certaines espèces de cet auteur (placées ici dans les genres auxquels elles doivent être attribuées):

Pompilus faustus, *vaucheri*, *Dicyrtomellus litatus*, *Evagetus tumidosus*, *turgidus*, *Anoplius violaceiventris*.

Les synonymies suivantes ont été mises en évidence (espèces placées par TOURNIER dans le genre *Pompilus*):

P. mauritanicus = *Agenioideus apicalis* v.d. Lind.; *P. lichtensteini* = *Agenioideus ciliatus* Lep.; *P. divaricatus* = *Pompilus nudus* Tourn.; *P. glaphyrus* = *Pompilus faustus* Tourn.; *P. veraculus* et *stellatus* = *Evagetus tumidosus* Tourn.; *P. aeruginosus*, *vivus*, *aerarius* et *xysticus* = *Anoplius dispar* Dahlb.; *P. calcatus*, *onus*, *utendus*, *argentatus* et *stellatus* = *Anoplius infuscatus* v.d. Lind.; *P. clancularius* = *Anoplius violaceiventris* Tourn.; *P. perezi* = *Schistonyx umbrosus* Kl.; enfin, *Pompilus latifrons* Wolf = *Pompilus faustus* Tourn.

Des suggestions sont faites, mais demandant encore vérification, au sujet de diverses espèces figurant dans la deuxième partie de ce travail.

TRAVAUX CITÉS

- BEAUMONT, J. DE. 1946. *Les Pompilides de la collection H. Tournier. Pompilinae d'Europe centrale*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 20: 161-181.
- GINER MARI, J. 1945. *Los Ctenocerus Dahlb. y Parapompilus Smith (Hymen. Psammoch.) del Noreste africano*. Eos 21: 201-214.
- GUIGLIA, D. 1941. *Sulla giusta posizione sistematica del Pompilus holomelas Costa e osservazioni intorno al Pompilus plicatus Costa*. Boll. Soc. ent. ital. 73: 27-28.
- HAUPT, H. 1926-27. *Monographie der Psammocharidae (Pompilidae) von Mittel-, Nord- und Osteuropa*. Dtsch. ent. Z., Beihefte.
- 1930. *Die Einordnung der mir bekannten Psammocharidae mit 2 Cubitalzellen in mein System*. Mitt. zool. Mus. Berlin 16: 673-797.
- 1933. *Psammocharidae mediterraneae. I*. Boll. Labor. Ent. Ist. agr. Bologna 6: 51-78.
- 1937. *Psammocharidae mediterraneae. III*. Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna 9: 73-94.
- MONTET, G. 1925. *Les types d'Hyménoptères de Tournier au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. I. Genre Pedinaspis Kohl*. Rev. suisse Zool. 32: 215-237.
- 1926. *Id. II. Genres Planiceps Latreille, Aporus Spinola et Evagetus Lepeletier*. Ibid. 33: 633-658.
- PRIESNER, H. 1966. *Studien zur Taxonomie und Faunistik der Pompiliden Österreichs. Teil I*. Naturkund. Jahrb. Stadt Linz 1966: 187-208.
- SUSTERA, O. 1913. *Beiträge zur Kenntnis der paläarktischen Psammochariden (Hym.)*. I. *Clavelia* Luc. Act. Soc. ent. Bohemiae 10: 1-8.
- TOURNIER, H. 1889a. *Hyménoptères. Descriptions d'espèces nouvelles et remarques diverses. Remarques sur les genres Planiceps Latr. Aporus Spin.* Entomologiste genevois 1: 41-45, 56-66.
- 1889b. *Etude de quelques Pompilides d'Europe et contrées limitrophes*. Ibid. 133-140, 154-178, 194-219.
- 1889c. *Deux Hyménoptères nouveaux*. Bull. Soc. ent. Belgique: XXIII-XXIV.
- 1895. *Table synoptique des espèces européennes et circa-européennes du genre Ferreola Lepel. (Hyménoptères)*. Bull. Soc. ent. France 1: XI-XIII.
- WOLF, H. 1961. *Beitrag zur Kenntnis der Gattungen Pedinaspis Kohl 1885 und Evagetus Lepeletier 1845 (Hym. Pompilidae)*. Opusc. ent. 26: 67-90.
- 1964. *Die nord- und mitteleuropäischen Arten der Gattung Dipogon Fox, 1897, Untergattung Deuteragenia Sustera 1912 und der Gattung Pompilus Fabricius 1798, Untergattung Arachnospila Kincaid 1900 (Hym. Pompilidae)*. Ibid. 29: 4-30.
- 1966. *Die Westmediterranen Arten der Gattung Anospilus Haupt 1929 (Hym. Pompilidae)*. Mitt. schweiz. ent. Ges. 39: 1-32.
- 1970. *Zur Kenntnis der Gattung Evagetus Lepeletier (Hymenoptera, Pompilidae)*. Beitr. Entom.

PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & C^{ie}, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte

Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches

Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen

Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 77 — FASCICULE 1

	Pages
N° 1. V. AELLEN. Catalogue raisonné des chiroptères de la Colombie . . .	1-37
N° 2. G. WAGNER. Verfolgung von Brieftauben im Helikopter. (Mit 5 Abbildungen)	39-60
N° 3. François PRIVAT. Contribution à l'étude du mode de nutrition du <i>Tilapia Rendalli</i> . (Avec 4 figures)	61-72
N° 4. François PRIVAT. Quelques effets de la lumière et de la température sur la consommation alimentaire de <i>Tilapia rendalli</i> . (Avec 2 figures)	73-79
N° 5. Jean-Jacques OBERLING and Kenneth Jay BOSS. Observations on the Shell structure of Calyptogena (<i>Vesicomysidae</i> ; <i>Bivalvia</i> ; <i>Mollusca</i>). (With 2 fig. and 1 plate)	81-90
N° 6. Melchior O. DE LISLE. Deuxième Note sur quelques Coleoptera Lucanidae nouveaux ou peu connus. (Avec 22 figures dans le texte)	91-117
N° 7. Volker PUTHZ. Ein neuer sardischer <i>Stenus</i> nebst Bemerkungen über das Subgenus <i>Hemistenus</i> Motschulsky (Coleoptera, Staphylinidae). 76. Beitrag zur Kenntnis der Steninen. (Mit 16 Textfiguren)	119-125
N° 8. Paul SCHAUBENBERG. Le Chat forestier d'Europe <i>Felis s. silvestris</i> Schreber 1777 en Suisse. (Avec 6 figures)	127-160
N° 9. Hermann GISIN et Maria Manuela da GAMA. <i>Pseudosinella</i> cavernicoles de France (Insecta: Collembola). (Avec 15 figures dans le texte)	161-188
N° 10. Michel HUBERT. Araignées capturées dans des grottes de Tunisie et description de deux espèces nouvelles. (Avec 7 figures et 2 tableaux dans le texte)	189-195
N° 11. H. DURRER und W. VILLIGER. Schillerradien des Enten-Spiegels im Raster-Elektronenmikroskop. (Mit 2 Abbildungen)	197-198
N° 12. Karl STRASSER. Über einige Diplopoden aus dem westlichen Kaukasus. (Mit 7 Textabbildungen)	199-205
N° 13. Josef NOSEK und Stanko ČERVEK. Beseitigung eines Homonyms in der Gattung Hypogastrura (<i>Insecta: Collembola</i>).	207
N° 14. François VUILLEUMIER. L'organisation sociale des bandes vagabondes d'oiseaux dans les Andes du Pérou central. (Avec 3 figures dans le texte et 7 tableaux)	209-235
N° 15. A. ZICST. Revision der Bretscherischen Regenwurm-Sammlung aus Zürich	237-246
N° 16. Jacques DE BEAUMONT. Les Pompilides de la collection H. Tournier (Hym.) 2 ^e partie	247-260

1
R454
SI

Tome 77

Fascicule 2

1970

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE
ET DU
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
DE GENÈVE



GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
JUN 1970

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 77 — FASCICULE 2

Rédaction

EMILE DOTTRENS

Directeur honoraire du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1970:

SUISSE Fr. 155.—

UNION POSTALE Fr. 160.—
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées
à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,
Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Was ist *Nemoura marginata* F.J. Pictet 1836?
Bestimmung eines Neotypus
und Beschreibung einer neuen europäischen
Nemoura-Art. (Ins. Plecoptera)

von

Peter ZWICK

Limnologische Flusstation Schlitz des Max-Planck-Instituts für Limnologie

Mit 2 Abbildungen

Die erste zusammenfassende Darstellung mitteleuropäischer Nemouriden, die 18 Arten auführt, stammt von F.J. PICTET und wurde 1836 veröffentlicht. PICTETS Beschreibungen erwiesen sich in der Folge allerdings fast durchweg als vieldeutig, da sie nach trockenem Material angefertigt worden waren, das adäquate Untersuchungen gar nicht erlaubt: weder die zur Gattungserkennung wichtigen Halskiemen, noch die für die Artbestimmung unentbehrlichen Genitalien können hinreichend genau erkannt werden.

Als am Ende des vorigen Jahrhunderts die Arten nach ihren Genitalmerkmalen endlich exakt gegeneinander abgegrenzt wurden, setzte eine lebhaft Diskussion darüber ein, welche der Arten mit welchen der alten Namen zu belegen oder als neu zu beschreiben seien (Übersicht bei RIS 1902). Das trockene Material der Sammlung PICTET wurde zwar mehrfach zu Rate gezogen, doch erlaubte es keine sicheren Schlüsse darauf, was PICTET unter den einzelnen Namen verstanden hatte. AUBERT resümierte 1947: „PICTET a confondu ces espèces à un tel point qu'on ne peut se fonder ni sur ses diagnoses ni sur sa collection pour les définir.“ Gültige Lectotypus- oder Neotypus-Festlegungen wurden nicht vorgenommen, man schloss sich schliesslich allgemein der von RIS 1902 in seiner Revision der schweizerischen Nemouriden vorgelegten Deutung der nominellen Arten F. J. PICTETS an. Diese stillschweigende Übereinkunft hat

tatsächlich für viele mitteleuropäische *Nemouriden* zu einer einheitlichen und konstanten Benennung seit nunmehr fast 70 Jahren geführt.

Seither wurden weitere *Nemoura*-Arten aus Europa beschrieben, ohne dass nomenklatorische Probleme aufgetreten oder Verwechslungen mit anderen Arten vorgekommen wären. Eine Ausnahme macht allerdings *N. flexuosa*, die durch AUBERT 1949 von *marginata* F. J. Pictet 1836 (sensu Ris 1902, daher mitunter „*marginata* (Pictet) Ris 1902“ geschrieben) abgetrennt und als neue Art beschrieben wurde. AUBERT legte zwar für seine *flexuosa* einen Holotypus fest, versäumte aber, den neuen, eingeschränkten Gebrauch des Namens *marginata* durch Festlegung eines Lectotypus in der von ihm revidierten Sammlung PICTET bzw. Bestimmung eines Neotypus zu sichern.

Eine solche Sicherung wäre umso nötiger gewesen, als die Trennung der beiden von AUBERT unterschiedenen Arten nach den ursprünglich ausschliesslich angegebenen Merkmalen an den Cerci und Paraprocten der Männchen nicht selten problematisch ist. Es gibt nämlich bei *Nemoura marginata* (sensu AUBERT) durchaus Tiere, deren Paraprocte am Innenrand leicht ausgeschnitten sind, was *flexuosa* kennzeichnen soll, wie umgekehrt *flexuosa*-Exemplare vorkommen, bei denen dieser Ausschnitt undeutlich ist. Angaben über die Epiprocte beider Arten wurden erst nachgetragen (AUBERT 1959), als es bereits zu zahlreichen Fehldeutungen gekommen war und waren dann auch zu wenig detailliert, um ein zweifelsfreies Erkennen beider Arten zu gewährleisten. So kam (und kommt) es häufig zu Fehlbestimmungen, eine Reihe auch neuerer Meldungen und Abbildungen ist unklar. In Skandinavien blieb *flexuosa* jahrelang unerkannt und wurde als *erratica* Clsn. bezeichnet (BRINCK 1952, 1956), bei der Bearbeitung der deutschen Plecopteren (ILLIES 1955 u. 1963) misslang die Trennung der beiden Arten. Eine 1965 als *banatica* Kis beschriebene Art erwies sich als identisch mit *marginata* Pictet sensu AUBERT (B. Kis war so liebenswürdig, die Synonymie zu bestätigen). Schliesslich gab MOULINS 1965, nachdem er 1962 ausdrücklich auf die Variabilität der Paraproctform hingewiesen hatte, genaue Abbildungen der Epiprocte von *erratica* Clsn., *marginata* (sensu AUBERT) sowie *flexuosa* — doch handelt es sich im letzteren Falle in Wahrheit um eine weitere, der Wissenschaft noch gar nicht bekannte Art. Ihre Beschreibung, die Kennzeichnung der mit ihr verwechselten Arten *marginata* und *flexuosa* und die überfällige Sicherung der Nomenklatur durch Typenfestlegung für *marginata* erfolgen unten.

Ausführliche Beschreibungen der Gestalt, Färbung, Flügeladerung usw. der fraglichen Arten sind durch verschiedene Autoren, meist unter dem Namen *N. marginata* Pict., gegeben worden. Auf die Wiederholung dieser Angaben kann verzichtet werden, da die 3 Arten nicht daran, sondern nur an ihren Genitalorganen unterschieden werden können. Bei den Männchen müssen Cerci, Paraprocte und vor allem der Epiproct betrachtet werden, notfalls muss vom Epiproct ein mikroskopisches Präparat angefertigt werden. Die Weibchen der Gattung *Nemoura* gelten als in der Regel nicht sicher bestimmbar; mit folgender Methode, die allerdings einige Übung erfordert und für Routine-

Untersuchungen zu mühsam ist, können die Weibchen der meisten Arten identifiziert werden: die sich am 9. Sternit öffnende Vagina wird mit den dorsal ansitzenden beiden Receptacula seminis und den Enden der Ovidukte vorsichtig von der Ventralseite her herauspräpariert. Die Vagina ist mit Chitin ausgekleidet, das durch Mazeration mit KOH freigelegt wird und nun seine artspezifischen Falten, stärker pigmentierten Streifen usw. erkennen lässt. Die Untersuchung erfolgt unter einem Deckglas bei starker Vergrößerung im Durchlicht.

Nemoura marginata F. J. Pictet 1836

(= *banatica* Kis 1965, nov. syn.)

Eine im Museum Genf durchgeführte Revision der Plecopterensammlung, die das Material beider PICTETS umfasst, ergab, dass eindeutig von F. J. PICTET als *marginata* bestimmte Exemplare dort nicht mehr vorhanden sind (ZWICK 1970). Einige Exemplare, die früher einmal als *marginata* bestimmt waren (von wem ? !), aber nicht zu der seit RIS unter diesem Namen verstandenen Art gehören, können ebensowenig *marginata*-Syntypen sein, wie die von AUBERT 1946 als *marginata* zusammengesteckten Tiere: keines stammt aus dem Tal von Chamounix, dem Fundort der Typen. Das gilt auch für ein Weibchen im Museum Berlin, das zwar von PICTET selbst etikettiert wurde, aber dennoch zu Unrecht als *Cotypus* bezeichnet wurde: als Fundortsangabe liest man „Helv.“, zur Zeit der Originalbeschreibung war die Art aber von dort noch gar nicht bekannt. Die sichere Artbestimmung gelang leider trotz der Untersuchung der Genitalmerkmale nicht, es handelt sich aber wahrscheinlich wirklich um *marginata* im heutigen Sinne.

Die Frage, was *N. marginata* F. J. Pictet 1836 sei, kann also nicht dahingehend beantwortet werden, welche Art PICTET tatsächlich vorlag, sondern nur dahingehend, welche Art seit RIS und besonders seit der Abtrennung der *flexuosa* Aub. so genannt worden ist. Dieser Gebrauch des Namens wird durch Bestimmung eines Neotypus gesichert, bevor unten eine neue, ähnliche Art beschrieben wird. Der Neotypus wird aus dem Alkoholmaterial des Museums Genf gewählt, stammt wie das verlorene PICTETSche Material aus den Westalpen und entspricht den Abbildungen bei RIS 1902 und den Abbildungen und Beschreibungen bei AUBERT (1959). Auch die Beschreibung F. J. PICTETS kann auf diese Art bezogen werden.

Der Neotypus ist etikettiert:

Nemoura marginata F. J. Pictet 1836 ♂

Flon, Lausanne, 23. V. 1943

leg. et det. J. AUBERT

Neotypus, design. P. ZWICK 1970

Männchen am sichersten am Epiproct zu erkennen. Er ist in Aufsicht (Abb. 1 l) länglich oval, nach vorn und hinten etwas verschmälert. In seinem

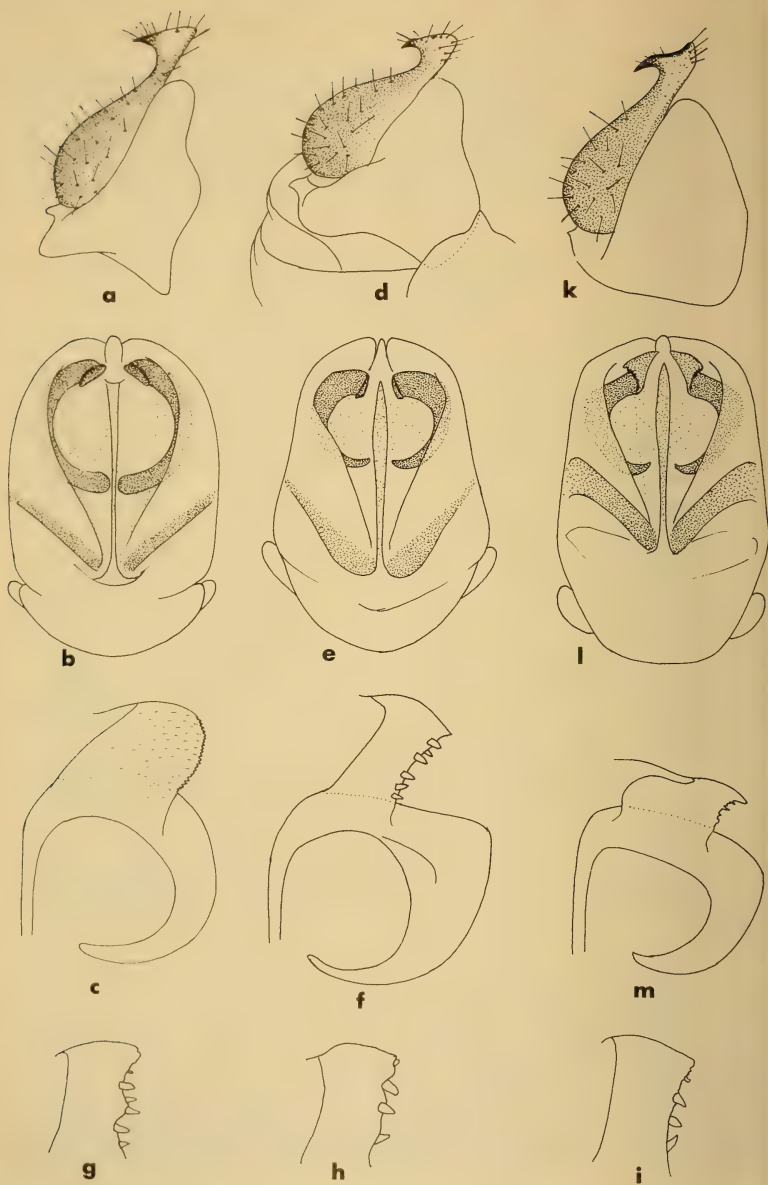


Abb. 1.

Männchen von *N. flexuosa* Aub. (a-c), *N. confusa* n. sp. (d-i) und *N. marginata* Pict. (k-m). Linke Cerci und Paraprocte in Ventralansicht (oben), Aufsichten der Epiprocte (Bildmitte) und rechte Endschuppen der Epiprocte, nach mikroskopischen Präparaten stark vergrößert (unten).

hinteren Teil befinden sich zwei oberflächliche, von innen nach vorn-aussen ziehende Spangen, vorn erstreckt sich jederseits ein bogenförmiges Sklerit, das vertieft liegt und aussen von einer Hautfalte teilweise verdeckt wird. Am inneren, vorderen Ende trägt jedes Bogensklerit eine hochstehende Endschuppe, die in Aufsicht dreieckig aussieht. Blickt man von vorn flach über den Rücken des Tieres gegen die etwas angehobene Epiproctspitze, wirkt die Endschuppe breit, rechteckig-kantig. Bei starker Vergrößerung im Durchlicht (Abb. 1 *m*) erkennt man, dass sie etwa $1,5 \times$ so breit wie hoch ist, ihre Aussenecke winklig, scharf und die Aussenkante unregelmässig gezackt ist. Die rundliche Innenecke liegt tiefer als die Aussenecke, eine feine Haut setzt auf der Oberkante der auf der Fläche glatten Schuppe an und zieht mediad.

Cerci in Ventralansicht (Abb. 1 *k*) mit einem scharfen, subapicalen Aussen-zahn, die dunkle, schräge Endfläche des Cercus etwas konkav gewellt. Paraproct meist mit gerader Innenkante, doch kommen Exemplare mit deutlich konkaver Innenkante nicht selten vor (so auch BERTHÉLEMY 1965).

Variabilität: Die Art ist verschiedentlich als variabel bezeichnet worden, z.B. von KÜHTREIBER (1934) und DESPAX (1951). Diese und andere ältere Angaben schliessen die seinerzeit noch unbekannte *flexuosa* Aub. ein und müssen unberücksichtigt bleiben. Mir lagen zahlreiche Tiere aus den deutschen Mittelgebirgen, den gesamten Alpen, Exemplare aus Jugoslawien und dem französischen Zentralmassiv vor, die eine beträchtliche Variation in der Form der Paraprocte zeigten; die gleiche Beobachtung haben MOULINS (1962) und BERTHÉLEMY (1965) gemacht. Die Form des Epiproctes, vor allem die der Endschuppe (selbstverständlich abgesehen von der unregelmässigen Aussenkante, die auf der linken und rechten Seite eines Tieres verschieden sein kann) erwies sich dagegen als völlig konstant.

Weibchen In der Dorsomedianen der Vagina befindet sich eine tiefer eingefaltete Region, die sich nur schwach von der Umgebung abhebt. Sie umfasst den Ansatz des (innen behaarten!) Stieles der beiden Receptacula seminis und ist seitlich in zwei eckig begrenzte Ausstülpungen erweitert; das Gesamtbild (Abb. 2 *g*) ähnelt etwas einem plumpen Kreuz.

Larve Der genauen Beschreibung der Larve durch RAUŠER soll hier nicht vorgegriffen werden; in der Differentialdiagnose für die Larve von *confusa* n.sp. sind einzelne Hinweise enthalten.

Nemoura flexuosa Aubert 1949

(nec *flexuosa* Aub. sensu MOULINS 1962, 1965, ex parte)

Die Beschreibung stützt sich auf die Untersuchung des Holotypus und zahlreicher weiterer Tiere aus Nordschweden, der norddeutschen Tiefebene, den deutschen Mittelgebirgen, dem ganzen Alpenraum, Jugoslawien und den Pyrenäen.

Männchen Besonders leicht am Epiproct zu erkennen. In Aufsicht ist er fast parallel, vorn und hinten breit abgerundet. Die Lage der Sklerite entspricht denen der *marginata* Pict., doch ist die Endschuppe zierlicher, in Aufsicht schmal, fast quer zur Längsachse des Epiprocts stehend (Abb. 1 b): bei Ansicht von vorn ist sie höher als breit, mit stark abgerundetem Aussenrand. Im Mikroppräparat erweist sich ihre Oberfläche als rauh, wie fein quergestrichelt, der Aussenrand als sehr fein und gleichmässig gesägt. Von der Unterseite her schimmern zwei kräftige Dorne durch (Abb. 1 c). Eine gute Abbildung des ganzen Epiproctes (sub nom. *erratica* Clasn.) gibt BRINCK 1956. Cerci mit subterminalem Aussenzahn, der nicht so stark zurückgekrümmt ist wie bei *marginata*. Vor allem aber ist die schräge Endfläche des Cercus eben.

Variabilität: Die Variabilität der Paraprocte wurde oben erwähnt. Die Endschuppen des Epiprocts zeigen keine Variation der Form, Oberflächenbeschaffenheit oder Randzählung, nur selten wurde eine Verringerung oder Vermehrung der Zahl der grossen Dorne an der Endschuppe um 1 beobachtet.

Weibchen Die dorsalen Falten der Vagina rechts und links vom Stiel der Receptacula zu auffallenden, etwas stärker sklerotisierten, rundlich-glatten, tiefen Ausstülpungen erweitert (Abb. 2a-d).

Larve Die genaue Beschreibung erfolgt demnächst durch RAUßER, bezüglich einiger vergleichender Angaben siehe unten, bei *N. confusa* n.sp.

Nemoura confusa nov. spec.

(= *N. flexuosa* Aub. sensu MOULINS 1962, 1965, ex parte)

Eine recht grosse Art (8-10 mm lang, bis zu 24 mm Spannweite), die in der allgemeinen Erscheinung der *N. flexuosa* ähnelt.

Material: alle bisher bekannten Exemplare wurden von MOULINS in den südwestlichen französischen Alpen (Dép. Basses-Alpes) gesammelt und stammen von zwei etwa 12 km voneinander entfernten Fundorten in der Umgebung von St. André-les-Alpes (etwa 48° 85' n.Br., 4° 65' ö.L., Carte Michelin 81, 1:200 000) und zwar bei Argens aus einem westl. Zufluss zum Verdon, etwa 1450 m über NN und aus Angles Lumières, bei 1150 m aus der Angles, die von Osten in den Stausee des Verdon einmündet.

Holotypus: 1 ♂, Argens, Basses-Alpes (Tgb. Nr. 449), 3.4.1967 (Epiproct Mikroppräparat Z 68/1).

Paratypen: 1 schlupfreies ♂ in der Larvenhaut, ebenfalls Tgb. Nr. 449, Argens 3.4.1967; 1 schlupfreies ♂ (Teile der Larvenhaut als Mikroppräparat Z 67/59), zwei ♀♀ (Vaginae als Mikroppräparate Z 67/60 und 61), Tgb. Nr. 365, Argens 18.4.1965; 1 ♂, 1 ♂ in der Larvenhaut, Tgb. Nr. 444, Angles Lumières, 3.4.1967; 1 ♂ (Epiproct Mikroppräparat Z 67/24), 1 mazeriertes ♂ als Totalpräparat,

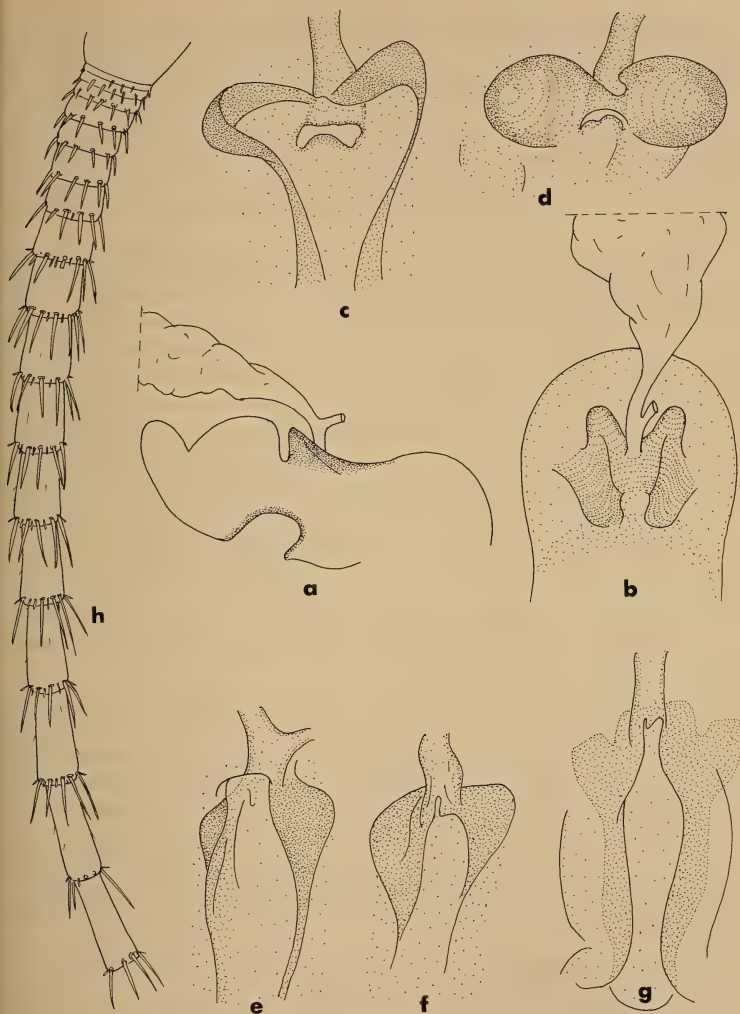


ABB. 2.

Cuticulare Auskleidung der Vagina und Receptacula seminis von *N. flexuosa* Aub. in Seitenansicht und bei Aufsicht von hinten (a, b); in c, d die dorsalen Falten stärker vergrößert. Stark vergrößerte dorsale Falten der Vaginalsklerite von *N. confusa* n. sp. (e, f) und *N. marginata* Pict. (g), basale Hälfte des larvalen Cercus von *N. confusa* n. sp. (h).

4 schlupfreie $\sigma\sigma$ in ihren Larvenhäuten (von einem Exemplar der Epiproct Mikropräparat Z 67/57, von einem anderen Teile der Larvenhaut als Z 67/62), 1 ♀, 1 schlupfreies σ in der Larvenhaut (Vagina Mikropräparat Z 67/58), Tgb. Nr. 245, Angles Lumières, 28.3.1964. ferner: zahlreiche zusammen mit den Typen gesammelte mittelgrosse und erwachsene Larven mit den Tagebuchnummern 245, 365, 444 und 449 (siehe oben). Der Holotypus, 2 männliche (Tgb. Nr. 245) und 1 weiblicher Paratypus (Tgb. Nr. 365) sowie mehrere Larven in der Sammlung der Limnologischen Flusstation Schlitz, die übrigen Exemplare in Coll. MOULINS (Dijon).

Männchen Ohne Schwierigkeiten am Epiproct zu erkennen, der von der breitesten Stelle im hinteren Drittel in gerader Linie nach vorn verengt ist und platt und flächig wirkt. Sklerite sehr ähnlich denen von *marginata* und *flexuosa*, doch die Endschuppe sehr zierlich, von oben gesehen fast in der Längsrichtung des Körpers stehend (Abb. 1 e). Von vorn gesehen ist die Endschuppe sehr schmal und hoch, am Aussenrande grob gezähnt. Abb. 1 f zeigt das Bogensklerit mit der Endschuppe bei starker Vergrösserung im Durchlicht: die Schuppe ist etwa doppelt so hoch wie breit, die Aussenecke prononciert, der unregelmässige Rand mit einigen groben Dornen bewehrt. Auffällig ist die schulterähnliche Erweiterung des Bogensklerits. Eine gute Abbildung gibt MOULINS 1965 (sub nom. *flexuosa* Aub.; das in einer Arbeit über Plecopteren der Bourgogne abgebildete Exemplar stammt aus der Umgebung von St.-André-les-Alpes ! MOULINS i.l.)

Cercus (Abb. 1 d) dem von *N. flexuosa* sehr ähnlich, lediglich die Spitze ein wenig stärker, fast hakenartig, gekrümmt. Paraprocte an der Innenkante etwas ausgerandet, nicht charakteristisch.

Variabilität: Die Form des Epiprocts und der bezeichnenden Endschuppe ist bei allen Exemplaren gleich, die einzige erkennbare Variabilität betrifft den unregelmässigen Rand der Schuppe und die Zahl und Grösse der an ihr stehenden Dorne (Abb. 1 f-i). Der Cercus ist bei einem Exemplar (Tgb. Nr. 444) missgebildet oder durch die Konservierung verformt: die etwas weichhäutige Cercusspitze ist nicht glatt und prall, sondern geschrumpft, warzenartig; da das Material überwiegend aus immaturen Individuen in der Larvenhaut besteht (die Cerci und Paraprocte formen sich erst nach dem Schlüpfen aus, der Epiproct schon vorher !), kann über die Konstanz dieser Merkmale vorerst keine sichere Aussage gemacht werden.

Weibchen: Vaginalsklerite ähnlich wie bei *flexuosa*, die beiden Einstülpungen neben dem Ansatz der Receptacula jedoch wesentlich flacher, auch nicht so stark sklerotisiert (Abb. 2 e, f).

Larve Typische *Nemoura*-Larve von gedrungener, kräftiger Gestalt, Männchen 7-8 mm, Weibchen bis 10 mm lang (excl. Cerci !). Färbung einheitlich bräunlich-gelblich, keine charakteristische Zeichnung. Körper deutlich

beborstet, Borsten von gleicher Farbe wie die übrige, etwas matte Körperoberfläche.

Die Borsten des Halsschildrandes sind gerade, parallelseitig und erst im letzten Drittel bis Viertel zur scharfen Spitze verjüngt; die längsten Borsten an den Halsschildvorderecken $1/18$, die in der Mitte der Halsschildseiten nur $1/30$ der Halsschildbreite messend. Borsten der Beine, vor allem der Schenkel, lang (so lang wie die halbe Dicke der Extremitäten), jedoch mit zahlreichen viel kürzeren Borsten untermischt, Haarbedeckung der Schenkel daher ungleichmässig wirkend. Die langen Haare stehen vor allem im distalen Bereich der Schenkel, sind jedoch nicht deutlich kranzartig angeordnet und auch am Vorderschenkel nicht durch eine kahle Zone von der übrigen Behaarung geschieden.

Abdominalsegmente 1 bis 5 deutlich in Sternite und Tergite geteilt, eine nicht immer deutlich sichtbare feine Seitennaht, die auch die Randbeborstung unterbricht, teilt auch das 6. Segment. Aus der Bedornung der Tergithinterränder heben sich paarig stehende Dornen (Paardornen, RAUŠER 1956) durch ihre grössere Länge und etwas aufgerichtete Stellung ab; die längsten dieser Paardornen sind etwa halb so lang wie das zugehörige Tergit (Segment 5).

Cerci kurz und gedrunken, erst das 9.-10. Glied ist so lang wie breit. Die Länge der Glieder nimmt gleichmässig zu, das 15. oder 16. Glied ist $2x$, das 22. etwa $4x$ so lang wie breit. Am Distale trägt jedes Cercusglied einen Borstenkranz, die übrige Oberfläche ist kahl, allenfalls bei starken Vergrösserungen sind vereinzelt sehr feine Härchen auszumachen. Die Borsten der terminalen Haarkränze sind auf der Aussen- und Oberseite der Cerci etwas länger als an der Innen- und Unterseite; die folgenden Angaben beziehen sich auf die langen Aussenborsten. An der Basis des Cercus sind sie etwa $3/4$ so lang wie das jeweils folgende Glied, am 15. oder 16. Glied erreichen sie nur die Hälfte, beim 25. Glied nur noch etwa $1/3$ der Gliedlänge; zugleich verringert sich die Zahl der Borsten in jedem Kranz von ca. 12 im basalen Bereich auf 6-8 im distalen Bereich. Die Cercusspitzen wirken daher bei mittleren Vergrösserungen ($25-50x$) unter Auflicht ausgesprochen schütter behaart.

Differentialdiagnose: Die Larve von *N. confusa* n.sp. unterscheidet sich von *N. marginata* durch die Behaarung der Beine: bei *marginata* sind die längeren Borsten des vorderen Schenkels durch einen kahlen Zwischenraum von der restlichen Behaarung getrennt (RAUŠER, Manuskript), nicht so bei *confusa* n.sp. Sie ähnelt der Larve von *N. flexuosa* Aub.; sie kann von dieser leicht an der kürzeren Cercusbehaarung (bei *flexuosa* am 15. Glied etwa $3/4$, bei *confusa* etwa halbe Gliedlänge erreichend) unterschieden werden; zudem ist die Behaarung der terminalen Cercusglieder der *N. confusa* dünn und unscheinbar, bei *flexuosa* aber kräftig und auffallend. Schliesslich gestattet die gedrunkenere Form der Cerci die Unterscheidung (bei *flexuosa* ist das 6. oder 7. Glied so lang wie breit, bei

confusa n.sp. erst das 9. oder 10. Glied. Doppelt so lang wie breit ist hier Glied 15, bei *flexuosa* schon Glied 11).

Die Körpergrösse — AUBERT 1959 und RAUŠER (Manuskript) geben übereinstimmend eine Maximalgrösse von 8 mm für *flexuosa* an — erlaubt keine klare Unterscheidung, da die von MOULINS zusammen mit *confusa* gesammelten *flexuosa*-Larven die gleiche Grösse wie diese erreichen, also bis zu 10 mm lang werden

SYSTEMATISCHE STELLUNG

Es ist derzeit unmöglich, die nächstverwandte Schwesterart von *N. confusa* n.sp. zu benennen, sie gehört in die umfangreiche, schlecht abzugrenzende *marginata*-Gruppe der Gattung *Nemoura* und weist in Einzelmerkmalen Ähnlichkeiten mit verschiedenen Angehörigen dieser Gruppe auf. In der Ausgestaltung der Endschuppe des Epiprocts besteht weitgehende Übereinstimmung mit *N. minima* Aub., das gleiche Bauprinzip (mit anderen Proportionen !) trifft man auch bei *N. sciurus* Aub. an; entfernt ähnlich ist in diesem Punkt auch *N. bulgarica* Raušer, doch ist eine Verwechslung mit diesen 3 Arten nach vielen anderen Merkmalen ausgeschlossen. Ähnlichkeiten mit *N. flexuosa* bestehen bei den Cerci und Paraprocten der Männchen und den Vaginalskleriten der Weibchen sowie auf dem Larvenstadium. Eine Schwesterbeziehung zu dieser Art ist jedoch nicht sehr wahrscheinlich, da sie immer mit ihr gemeinsam gefangen wurde, sich nächstverwandte Arten aber auszuschliessen pflegen (für Plecopteren bei BERTHÉLEMY 1966, p. 336, erörtert).

DANKSAGUNG

Mein Dank gilt insbesondere Herrn M. Moulins (Dijon), der mir das Material der neuen Art zur Verfügung gestellt und mehrere Exemplare, darunter auch den Holotypus, der Sammlung der Limnologischen Flusstation Schlitz übereignet hat. Herrn Kustos B. Hauser (Genf) möchte ich erneut dafür danken, dass er mir die Untersuchung der Sammlung Pictet ermöglicht hat, meinem Freunde J. Raušer (Brünn) für einen Auszug aus dem Manuskript seiner Bestimmungstabelle für Plecopteren-Larven, ohne den die Differentialdiagnose für die *confusa*-Larve unmöglich gewesen wäre. Durch W. Sauter (Zürich) erhielt ich die *N. marginata* der Coll. Ris, aus folgenden Sammlungen erhielt ich weitere Exemplare der fraglichen Arten: J. Aubert (Lausanne); C. Berthélemy (Tunis); J. Illies (Schlitz); D. Kačanski (Sarajevo) und H. Mendl (Kempten); ihnen allen danke ich vielmals.

ZUSAMMENFASSUNG

Die wiederholt miteinander verwechselten Plecopterenarten *Nemoura marginata* Pict., *N. flexuosa* Aub. und *N. confusa* n.sp. werden beschrieben und abgebildet. Für *N. marginata* wird ein Neotypus bestimmt.

RÉSUMÉ

Descriptions et figures de trois espèces de Plécoptères confondues à plusieurs reprises (*Nemoura marginata* Pict., *N. flexuosa* Aub. et *N. confusa* n.sp.). Pour la première, un néotype est désigné.

SUMMARY

Descriptions and figures are given for three species of Plecoptera which have been confounded repeatedly, namely *Nemoura marginata* Pict., *N. flexuosa* Aub. and *N. confusa* n.sp.; a neotype of *N. marginata* is designated.

LITERATURVERZEICHNIS

- AUBERT, J. 1947. *Notes sur la collection de Plécoptères du Muséum d'Histoire naturelle de Genève (Coll. Pictet)*. Rev. Suisse Zool. 54: 545-552.
- 1949. *Plécoptères helvétiques. Notes morphologiques et systématiques*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Lausanne. 22:217-236.
- 1959. *Plecoptera*. Insecta Helvetica, Fauna, Lausanne. 1: 1-140.
- BERTHÉLEMY, C. 1965. *Note faunistique sur les Plécoptères du Massif Central*. Ann. de Limnologie, Paris. 1: 221-237.
- 1966. *Recherches écologiques et biogéographiques sur les Plécoptères et Coléoptères d'eau courante (Hydraena et Elminthidae) des Pyrénées*. Ann. de Limnologie. 2: 227-458.
- BRINCK, P. 1952. *Bäcksländor. Plecoptera*. Svensk Insektfauna, Stockholm. 15: 1-126.
- 1956. *Reproductive system and mating in Plecoptera*. Opusc. Ent., Lund. 21: 57-127.
- DESPAX, R. 1951. *Plécoptères*. Faune de France, Paris. 55: 1-280.
- ILLIES, J. 1955. *Steinfliegen oder Plecoptera, Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile*. Jena 43: 1-150.
- 1963. *Neubearbeitung. Plecoptera (Steinfliegen — Uferfliegen)* in: Brohmer, Ehrmann und Ulmer, *Die Tierwelt Mitteleuropas*, Leipzig. 4 (5): 1-19.
- KIS, B. 1965. *Contribuții la cunoașterea genului Nemoura (Plecoptera) din R.P.R.* Studia Universitatis Babeș-Bolyai, Series Biologica, Fasc. 2, Cluj.: 63-69.
- KÜHTREIBER, J. 1934. *Die Plekopterenfauna Nordtirols*. Ber. naturw.-med. Ver. Innsbruck. 43/44: I-VII, 1-219, 6 Tafeln, 1 Karte. Innsbruck.
- MOULINS, M. 1962. *Contribution à l'étude de la faune de France des Plécoptères (Bourgogne-Basses-Alpes)*. Trav. Lab. Zool. Stat. aquic. Grimaldi Fac. Sci., Dijon. 44: 1-20, 2 Tafeln.
- 1965. *Contribution à l'étude des Plécoptères de Bourgogne*. Trav. Lab. Zool. Stat. aquic. Grimaldi Fac. Sci., Dijon. 67: 1-30, 1 Tafel.
- PICTET, F. J. 1836. *Description de quelques nouvelles espèces du Bassin du Léman. Névroptères. — Genre Nemoure*. Mém. Soc. Phys. Hist. nat., Genève. 7: 173-190, 1 Tafel.

- RAUŠER, J. 1956. *Zur Kenntnis der tschechoslowakischen Protonemura-Larven*. Práce, Acta Acad. Sci. Csl., Brno. 28 (9): 449-498.
- 1970. *Bestimmungsschlüssel der Steinfliegenlarven Mitteleuropas*. (Manuskript).
- RIS, F. 1902. *Die schweizerischen Arten der Perliden-Gattung Nemura*. Mitt. Schweiz. Ent. Ges., Lausanne. 10:378-406, Tafeln I-VI.
- ZWICK, P. 1970. *Historische Plecopterensammlungen Lectotypen-Festlegungen in den Sammlungen F. J. Pictet und H. Burmeister* (in Vorbereitung).
-

Die Sandrasselotter aus Westafrika:
Echis carinatus ocellatus subsp. nov.
(*Serpentes, Viperidae*)

von

Othmar STEMMLER

Basel

Mit 2 Abbildungen

Während des Studiums von Sandrasselottern stiess ich in der Sammlung des Naturhistorischen Museums Wien auf vier völlig abweichend gezeichnete Exemplare, die aus dem westlichen Afrika stammten. An Stelle des bei allen *Echis carinatus* des übrigen Verbreitungsgebietes feststellbaren, lateralen, hellen Wellenbandes, wiesen diese vier Tiere eine laterale Längsreihe von hellen, schwarz umringten Flecken auf. Sie glichen dadurch verblüffend einer *Natrix maura*. Als im Verlaufe der weiteren Untersuchungen bei 130 westafrikanischen Sandrasselottern ausnahmslos diese auffällige seitliche Ocellenzeichnung festgestellt werden konnte, war nicht mehr daran zu zweifeln, dass es sich hier um eine gute Rasse der weit verbreiteten Sandrasselotter handeln musste. Bereits 1957 vermutete LOVERIDGE (S. 303) eine eigene Form an der Goldküste. Diese westafrikanische Sandrasselotter erhält im Hinblick auf ihre eigenartige Zeichnung den Namen:

Echis carinatus ocellatus

Holotypus : ♀ MBS: 17692, Haute Volta, Garango, 048 N, 033 W, leg. M. Lamantellerie, 12. 5. 62.

Paratypen : MHNP: ♀ 1965.35, ♀ 1965.70, ♀ 1965.71, ♂ 1965.64, vom gleichen Fundort und Sammler.

MATERIAL: BMNH: ♂ 65.1.20.13, ♂ 64.2.11.8, Purch. Dalton. — MHNP: ♀ 21.626, Westafrika. — MCZ: ♂ 283, s. n. — USNM: ♂ FS.AB.188, Westafrika.

Mali: NMW: ♂ 19377, franz. Sudan, Kita. — MHNP: ♀ 95.468, Soudan français, Yelimane. ♀ 39.26, Soudan français. 21.628, ♀ 21.629, Kati, rive gauche du Niger.

Côte d'Ivoire: MHNP: ♂♂ 327, 358, 253, 405, 364, 3, 239, 248, 242, 525, 527, 528, 467, 385, 404, 378, 236, 86; ♀♀ 408, 442, 381, 369, 282, 342, 341, 414, 36, 18, 365, 228, 169, 213, 431, 249, 526, 464, 466; ? 10, Ilamto, *fide* Guibé.

Ghana: UG: ♂♂ V5P18, V5P12, Pong-Tamale. V5P4, Alele, near Tamale. V5P7, Bawku. V5P3, Pusiga. V5P19, V5P5, V5P17, Akuse, lower Volta. ♀♀ V5P8, V5P10, V5P9, V5P16, ? Lawra. V5P6, V5P13, Tema, near Accra. V5P15, ? Lawra. V5P0, montiert, Tema, near Accra, *fide* Hughes. Kpandu School, Volta Region, *fide* Hughes. — MCZ: + 55.310, ♀ 55.311, Teacher Training College, Naurong. ♀ 53.650, North. Terr., near Tamale. ♀ 49.731, NW Ashanti, near Bawda Hills, ca 40 miles NW of Wencki.

Togo: NMW: ♂ 19381, Atakapame, Missionshaus St. Gabriel. — USNM: ♂♂ FS.AD.52, FS.AD.53, FS.AD.51, FS.AD.50, Dapango. ♀♀ FS.AD.98, FS.AD.99, Pagala. ♂♂ FS.AD.66, FS.AD.67, FS.AD.68, FS.AD.69, Padori.

Dahomey: USNM: ♂ FS.AC.681, ♂ FS.AC.682, ♂ FS.AC.684, ♀ FS.AC.679, ♀ FS.AC.680, ♀ FS.AC.683, Soubroukou. ♀ FS.AC.674, Zizonkame. ♂ FS.AD.19, ♂ FS.AD.20, ♀ FS.AD.17, ♀ FS.AD.18, ♀ FS.AD.21, Kouandé. — *Fide* Hughes: USNM: ♂ AC.599, ♀ AC.600, ♀ AC.606, Diho. ♂ AC.626, ♂ AC.628, ♀ AC.627, Banikora. ♂ AC.633, ♂ AC.642, ♂ AC.644, ♀ AC.643, Segbana. ♂ AC.662, ♂ AC.663, ♀ AC.661, Nikki. ♂ AC.613, ♀ AC.612, Bimbereke. ♀ AC.623, Quène.

Kamerun: NMW: ♀♀ 19378: 1/2, Norden, Poli, bei Garoua. — MHNP: ♂♂ 1962.29-30, 1962.35-37, 1964.44, ♀♀ 1962.31-32, 1962.38-43, ? 1962.33-44, 1962.45, Norden, Garoua. 1965.404, Mayo Kebi, Tschad.

VERBREITUNG:

Damit ist gleichzeitig das bis heute bekannte Verbreitungsgebiet dieser Unterart umrissen: Vom südwestlichen Tschad westwärts bis zu den Ostgrenzen des Senegal und bis zur Elfenbeinküste.

VERGLEICHSMATERIAL:

Echis carinatus pyramidum (Geoffroy Saint-Hilaire) 1827:

Aegypten: CNHM: ♀ 58474, ♂ 58475, ♂ 58476, Fayum, Kom-o-Shin and Bait-el-Asfar. ♂ 65910, ♂ 65912, ♂ 65914, ♀ 65917, ♂ 65918, ♀ 65919, ♀ 65920, ♀ 75099, ♀ 75100, ♀ 75101, Western Desert Gov., Siwa Oasis, Siwa. ♂ 73540, ♂ 73541, ♂ 73542, ♀ 73543, Sudan Gov. Admin. Area, Jebel Elba, 2 miles N Bir Kansisrob. ♂ 154889, ♀ 154891, ♂ 154892, Egypt. — Dazu noch 24 Ex. aus Aegypten, deren Nummern bereits angegeben wurden (STEMMLER & SOCHUREK, 1969: 90 und STEMMLER, 1969: 119).

Echis carinatus leakeyi Stemmler & Sochurek, 1969:

43 Ex. aus Nord-Kenya, deren Nummern bereits angegeben wurden (STEMMLER & SOCHUREK, 1969: 90).

Echis carinatus sochureki Stemmler 1969:

78 Ex. aus Vorderasien, deren Nummern bereits angegeben wurden (STEMMLER, 1969: 118-119).

DIAGNOSE:

Eine mittelgrosse bis grosse Sandrasselotter mit ausserordentlich kurzem Schwanz, langem und breitem Kopf und extrem niederer Anzahl von Ventral- und Subcaudalschuppen, die sich von allen andern Rassen von *Echis carinatus* durch ihre laterale Ocellenzeichnung unterscheidet. Die Kopfzeichnung besteht in der Regel aus zwei grossen, dunkel umrandeten, median gelegenen hellen Flecken.

BESCHREIBUNG DES TYPUS:

Grösse: KRL: 400 mm, SL: 30 mm, KL: 21 mm, KH: 8,5 mm, KB: 9,2 mm, \varnothing Auge: 3,95 mm, A-RL: 4,3 mm.

Pholidose: V: 156 + 1, SC: 20 + 1, D: 27 stark gekielt, SbL: 11/11, SpL: 10/10, Lo: 2/2, SbO: 2/2, SpO: nicht vergrössert, CO: 14/15, IO: 1-9-1. Internasale rechts quergeteilt.

Geschlecht: adultes Weibchen.

Färbung und Zeichnung: (in Alkohol) — Ein gelblich getöntes Hellgrau bildet die Grundfarbe. Darauf liegen 33 verhältnismässig grosse, dorsale Mittelflecken, die vereinzelt unvollständig quergeteilt und leicht gegeneinander verschoben sind. Grösse der vollständigen Flecken: ca 2,5 Dorsalia lang, ca 4 Dorsalia breit. Sie wirken, vor allem in den hintern zwei Körperdritteln, gegenüber der Grundfarbe etwas verdüstert, da ihnen die gelbliche Tönung fehlt. Der meist drei Dorsalia lange Raum zwischen den hellen Mittelflecken wird im vordern Körperdrittel von rechteckigen, gegen hinten allmählich quadratisch werdenden, dunkelbraunen, 3-4 Dorsalia breiten Flecken ausgefüllt. Diese laufen an ihren vier Ecken schräg abwärts nach vorne und nach hinten fein aus, und grenzen so die hellen Mittelflecken gegen die laterale Grundfarbe ab. An einzelnen Stellen fehlt ein solcher Ausläufer, sodass Dorsalfleck und seitliche Grundfarbe zusammenfliessen. In der Regel treffen sich die dunklen vordern Ausläufer eines dunklen Dorsalflecks mit den hintern des davorliegenden seitlich unterhalb des hellen Dorsalflecks und verschmelzen an dieser Stelle mit einem schwarzbraunen, hell gekerntem (fast weissen) Lateralfleck, der inklusive Kern 6—8 Lateralschuppen umfasst. Die darunter liegenden Lateralschuppenreihen weisen auf der Grundfarbe kleine ($1-2 \times \frac{1}{2}$ Schuppen) braune Tupfen auf. Die elfenbeinfarbene Unterseite ist von kleinen, braunschwarzen Tupfen (max. \varnothing 0,75 mm) übersät. Sie sind auf der Kopfunterseite und auf den ersten 10—15 Bauchschienen am ausgeprägtesten und am dunkelsten. Je Ventralschild zählt man maximal 6 solcher Tupfen, wobei die zwei äussersten jeweilen am grössten, am dunkelsten und am ausgeprägtesten sind. Die Kopfoberseite trägt als Zeichnung zwei helle Flecken als Fortsetzung der dorsalen hellen Fleckenreihe. Der hintere dieser zwei

Kopfflecken (auf der Höhe der hintersten zwei Supralabialia gelegen) entspricht in seiner Ausdehnung den ersten Nackenflecken, während der vordere, dessen Vorderrand auf der Höhe der Postocularia liegt, kaum halb so gross ist. Beide Kopfflecken sind breit dunkel gerandet. Vom hintern hellen Kopffleck zieht ein ca 2 Schuppen breites dunkles Band seitlich schräg hinunter bis hinter die letzten Sublabialia. Die Interocularregion ist leicht aufgehellte gegenüber der verdunkelten Supraocularregion und der verdunkelten Schnauzenpartie. Ein anderthalb Schuppen breites dunkles Postocularband läuft über das 7. und teilweise das 8. Supralabiale und endet auf dem 8. (und Teilen des 7. und des 9.) Sublabiale. Der Subocularstreif verdunkelt fast das ganze 4. und den grössten Teil des 5. Supralabiale und endet auf dem 5. und 6. Sublabiale.

VARIATION UND VERGLEICH MIT *E. C. PYRAMIDUM* UND *E. C. LEAKEYI*

Färbung und Zeichnung:

Leider war es bis zu diesem Zeitpunkt nicht möglich, lebende Sandrasselottern aus Westafrika zu untersuchen. Daher sind nur beschränkt Angaben über die Variation der Färbung zu machen. Dennoch lässt sich auf Grund des Alkoholmaterials zumindest festhalten, dass wir es hier mit der variabelsten Rasse der Sandrasselottern zu tun haben, was die Färbung anbelangt. Finden wir doch ausserordentlich dunkle Tiere mit sehr reduzierter Kopfzeichnung neben äusserst hellen mit stark kontrastierender Zeichnung. Doch lässt sich bei allen auf den ersten Blick die Rassenzugehörigkeit feststellen: die lateralen Ocellen sind immer sehr deutlich erkennbar. Die Grundfarbe schwankt zwischen grau über beige und hellbraun bis dunkelbraun. Die hellen Zeichnungselemente, wie auch die Bauchfärbung, können weiss, hellgrau, hellbeige, hell ockergelb sein. Dunkelgrau, dunkelbraun, braunschwarz und schwarz ist die dunkle Zeichnung.

Die dorsale Reihe der dunklen und hellen Flecken ist häufig — wie dies bereits beim Typusexemplar angedeutet ist — teilweise bis ganz quergeteilt, und die Teilflecken sind gegeneinander verschoben. Dadurch kann im Extremfall das Bild eines dunklen Zick-Zack-Bandes entstehen. Wodurch die Ähnlichkeit mit einer *Natrix maura* noch vergrössert wird.

Die zwei Flecken der Kopfzeichnung können zu einem hellen Längsband verbunden sein, das *apical* oder *caudal* oder an beiden Enden zugleich etwas verdickt sein kann. Das Band kann auch eine schwache Einschnürung aufweisen. Vereinzelt kann dieser Längsfleck auch zwei kurze seitliche Aeste haben, und so die Form eines Dreizacks mit nach hinten gerichtetem Schaft annehmen. Der vordere kleine Fleck kann völlig fehlen oder — wie in einem Fall festgestellt — in drei winzige, nebeneinander liegende, helle Tupfen aufgelöst sein.

Pholidose: (Minimum — Durchschnitt — Maximum).

Ventralia: 128 Ex. = 134 — 148 — 160, 64 ♂ = 134 — 142,2 — 155, 64 ♀ = 134 — 153,5 — 160. (\varnothing *Ecp* = 175,6 / ♂ 173,5 / ♀ 178, *Ecl* = 168 / ♂ 163 / ♀ 174, *Ecso* = 167,5 / ♂ 165 / ♀ 170).

Subcaudalia: 127 Ex. = 17 — 23,5 — 30, 63 ♂ = 21 — 26,3 — 30, 64 ♀ = 17 — 20,65 — 24. (\varnothing *Ecp* = 33,4 / ♂ 35,8 / ♀ 30,3, *Ecl* = 30,5 / ♂ 32,4 / ♀ 28,6, *Ecso* = 30,1 / ♂ 32,2 / ♀ 28,4). Trotz der Ueberschneidungen lässt sich ein Sexualdimorphismus nicht übersehen. Die extrem niedern Werte kommen auch bei der folgenden Zusammenstellung deutlich zum Ausdruck.

Ventralia und Subcaudalia: 122 Ex. = 153 — 169,5 — 183, 61 ♂ = 153 — 168 — 183, 61 ♀ = 153 — 170 — 182,5. (\varnothing *Ecp* = 208, *Ecl* = 198, *Ecso* = 198).

V: SC — Index: 118 Ex. = 4,73 — 6,39 — 9,00, 56 ♂ = 4,73 — 5,42 — 6,07, 62 ♀ = 6,00 — 7,27 — 9,00. (\varnothing *Ecp* = 5,32, *Ecl* = 5,60, *Ecso* = 5,58). Der Index ist ausserordentlich hoch, d. h. es sind im Verhältnis sehr wenige *Subcaudalia*. Dies dürfte mit der Kurzschwänzigkeit dieser Rasse zusammenhängen (vergl. folgende Zusammenstellung). Wie bei den übrigen Rassen lässt sich ein Sexualdimorphismus feststellen: rel. lange Schwänze (unter 6,0) haben die Männchen, rel. kurze Schwänze (über 6,1) haben die Weibchen.

KRL: SL — Index: 118 Ex. = 7,15 — 10,02 — 13,80, 56 ♂ = 7,15 — 8,63 — 10,60, 62 ♀ = 9,09 — 11,60 — 13,80. (\varnothing *Ecp* = 8,94, *Ecl* = 9,36, *Ecso* = 9,23). Der sehr hohe Index bringt wieder die rel. sehr kurzen Schwänze zum Ausdruck. Der Sexualdimorphismus wird durch starke Ueberschneidungen etwas verwischt. Diese dürften wohl ihre Ursache in der unterschiedlichen Qualität der untersuchten Praeparate haben.

Dorsalia: 114 Ex. = 23 — 28,75 — 34. (\varnothing *Ecp* = 30,0, *Ecl* = 29,1, *Ecso* = 32,2).

Loreal-Reihen: 139 Messungen = $138 \times 2 R = 99,28\%$. $\varnothing = 2,0036 R$. (\varnothing *Ecp* = 2,66 R, *Ecl* = 2,46 R, *Ecso* = 2,985 R). Gegenüber den übrigen afrikanischen Rassen hat die Westafrikanische Sandrasselotter ausserordentlich konstant immer beidseits 2 Reihen von Lorealschuppen.

Subocular-Reihen: 142 Messungen = $\varnothing 1,92 R$. In der Regel beidseits 2 Reihen von Subocularschuppen, nämlich bei 86,5% der untersuchten Tiere. 3 Reihen wurden nie festgestellt. (\varnothing *Ecp* = 2,17 R, *Ecl* = 2,04 R, *Ecso* = 2,05 R).

Interocular-Reihen: 72 Messungen = 7 — 9,42 — 13. $10 R = 25 \times = 34,7\%$. $9 R = 31 \times = 43,1\%$. (\varnothing *Ecp* = 8,96, *Ecl* = 8,5, *Ecso* = 10,45). Es ist dies der höchste Wert für Afrika. Während *Ecl* meist 8—9 Reihen, *Ecp* meist 9 Reihen haben, finden wir bei *Eco* meist 9—10 Reihen. *Ecso* hat sogar meist 10—11 Reihen. Es besteht die Möglichkeit, dass diese Unterschiede in Zusammenhang mit der rel. Kopfbreite stehen. — Nicht nur die Interocularschuppen, sondern auch die Schuppen der Frontal- und Praefrontalzone sind bei *Eco* von deutlichen, jedoch feinen und in der Regel die ganze Schuppe der Länge nach überziehenden Kielen versehen. Die entsprechenden Kopfschuppen bei *Ecp* und

Ecl weisen stark genoppte (tuberkelartige) Kiele auf, während die von *Ecs* nur leichte, aber immerhin deutliche Noppen zeigen. Die genoppten Kiele durchziehen in der Regel auch nicht die ganze Länge der Kopfschuppe, sondern enden abrupt hinter der Noppe und vor dem Schuppenende.

Augenring: 138 Messungen = 12 — 14,35 — 19. (σ *Ecp* = 16,85, *Ecl* = 14,99, *Ecs* = 16,55). Auch hier weist *Eco* die niedersten Werte von Afrika auf.

Supra-Oculare: 138 Messungen = deutlich nicht vergrössert $47 \times = 34,1\%$. Eine grosse Zahl von Individuen weist derart gering vergrösserte Supraocularia auf, dass man sie beinahe nicht zu der zweiten Gruppe, zu der mit vergrösserten Ueberaugenschildern, gesellen kann. Nur eine kleine Zahl von Tieren weist deutlich grosse Supraocularia auf. Zur Ergänzung noch die Werte der zum Vergleich herangezogenen Rassen: *Ecp*: nicht vergrössert = 61,6%, *Ecl*: nicht vergrössert = 11,5%, *Ecs*: nicht vergrössert = 23,7%.

Supralabialia: 146 Messungen = 9 — 10,08 — 11. (σ *Ecp* = 11,36, *Ecl* = 10, *Ecs* = 11,1). 11 *Spl* = 16,4%, 10 *Spl* = 76,8%, 9 *Spl* = 6,8%.

Sublabialia: 145 Messungen = 9 — 10,75 — 12. (σ *Ecp* = 12,45, *Ecl* = 11, *Ecs* = 11,92). 12 *SbL* = 11,05%, 11 *SbL* = 55,83%, 10 *SbL* = 31,05%, 9 *SbL* = 2,07%. Die Verhältnisse bei den Lippenschildern entsprechen sich in etwa bei *Ecl* und *Eco*. Sie weisen beide geringere Werte auf als *Ecp* und *Ecs*.

TL: KL — Index: 39 Ex. + 350 mm TL = σ 20,8 bei 440 mm, 16 σ = 22,2, 23 σ = 19,85. (σ *Ecp* = 22,17, *Ecl* = 23,1, *Ecs* = 20,75).

TL: KB — Index: 31 Ex. + 350 mm TL = σ 45,8 bei 434 mm. 11 σ = 45,7, 20 σ = 45,8. (σ *Ecp* = 51,6, *Ecl* = 55,6, *Ecs* = 45,1). Diese beiden Indices zeigen deutlich, dass *Eco* grössere und breitere Köpfe besitzt, als die beiden andern afrikanischen Rassen. Die Männchen haben rel. kürzere Köpfe als die Weibchen. Wie bereits bei den andern zum Vergleich herangezogenen Rassen festgestellt, haben auch die Jungtiere dieser Rasse im Verhältnis zur Körperlänge grössere und breitere Köpfe als die Adulttiere: 22 Ex. — 350 mm TL = σ 18,3 bei 274 mm (TL: KL) und 20 Ex. — 350 mm TL = σ 38,82 bei 269 mm (TL: KB).

KL: KB — Index: 53 Ex. + 200 mm TL = σ 2,26 bei 386 mm. 3 Ex. — 200 mm TL = σ 1,88 bei 167 mm. (σ *Ecp* = 2,25, *Ecl* = 2,31, *Ecs* = 2,175).

KL: KH — Index: 52 Ex. + 200 mm TL = σ 2,675 bei 385 mm. 3 Ex. — 200 mm TL = σ 2,50 bei 167 mm. (σ *Ecp* = 2,84, *Ecl* = 2,99, *Ecs* = 2,88). *Eco* besitzt im Verhältnis zu ihrer Kopflänge breite und hohe Köpfe. Die Jungtiere übertreffen darin noch die Adulttiere, wie dies auch bei den andern drei Vergleichsrassen festgestellt werden konnte.

KL: A-RL — Index: 64 Ex. = σ 4,19. (σ *Ecp* = 4,18, *Ecl* = 4,42, *Ecs* = 4,51).

KB: A-RL — Index: 42 Ex. + 300 mm TL = σ 1,845 bei 418 mm. 16 Ex. — 300 mm TL = σ 1,915 bei 234 mm. (σ *Ecp* = 1,848/1,92, *Ecl* = 1,96,

Eco = 2,00). Die Westafrikanische Sandrasselotter besitzt eine im Verhältnis zu ihrer Kopfgrösse lange Schnauze.

KL: \varnothing *Auge* — *Index*: 50 Ex. + 300 mm TL = \varnothing 5,64 bei 422 mm. 16 Ex. — 300 mm TL = \varnothing 4,59 bei 234 mm. (\varnothing *Ecp* = 5,86/4,88, *Ecl* = 5,61, *Eco* = 6,05). *Eco* ist wie *Ecl* eine grossäugige Sandrasselotter. Trotz der rel. grossen Köpfe der Jungtiere finden wir auch bei *Eco* (wie bei den andern Rassen) sehr niedere Indices, was zeigt, dass die Jungtiere unverhältnismässig grosse Augen besitzen.

Dorsalflecke: 52 Messungen = 21 — 28,7 — 35. Ganz minimaler Sexualdimorphismus: ♀ im Durchschnitt um 1 geringer als ♂. (\varnothing *Ecp* = 32,4, *Ecl* = 31,5, *Eco* = 33,4).

Grösse: Einige Maximalmasse: ♂♂ TL = 667 mm (Dahomey), 617 mm (Togo), 582 mm (Dahomey), 570 mm (Dahomey), 566 mm (West-Afrika). ♀♀ TL = 579 mm (Ghana), 565 mm (Dahomey), 542 mm (Côte-d'Ivoire), 536 mm (Ghana). VILLIERS, 1963: 164—165 gibt als Maximalgrösse für *Echis carinatus* 850 mm an. Die von ihm an dieser Stelle gegebene Beschreibung macht aber deutlich, dass er nicht *Echis carinatus ocellatus* vor sich hatte. So darf angenommen werden, dass dieses Maximalmass bei einer andern afrikanischen Rasse (vermutlich *Echis carinatus pyramidum*) festgestellt worden war. Zu den letzten zwei Kriterien vergleiche auch STEMLER, 1969: 122—123.

Fortpflanzung: Wie sich *Echis carinatus ocellatus* fortpflanzt ist noch nicht bekannt. Den einzigen Hinweis zu diesem Punkt gibt CANSDALE, 1961: 64—65: "Like the Horned Viper (*Cerastes cerastes*), it bears living young." Abgesehen davon, dass die Hornvipere nicht lebendgebärend ist (SCHWEIZER, 1952: 19—21/51—53. MARCHETTI, 1967: 61—62), ist aus der phantasievollen Abbildung der Sandrasselotter, wie auch aus dem Text zu entnehmen, dass der Autor diese Schlangengattung nicht besonders gut aus eigener Anschauung kennt und sich vorwiegend auf die Literatur stützt. Und da wird er sich wohl auf die ovoviviparen asiatischen Rassen beziehen.

Erklärung der Abkürzungen:

A = Auge, **apical** = in Richtung Schnauzenspitze, **A-RL** = Distanz Vorderrand des Auges zur Schnauzenspitze, **BMNH** = British Museum of Natural History (London), **CNHM** = Chicago Natural History Museum, **CO** = Augenring = Schuppen rings um das Auge, **caudal** = in Richtung Schwanzspitze, **D** = Rückenschuppen (Dorsalia), **dorsal** = auf dem Rücken, **FS** = Field Series, **IO** = Interocularia = Schuppen zwischen den Augen über die Kopfoberseite, **KB** = Kopfbreite (von Augenwölbung zu Augenwölbung), **KH** = Kopfhöhe auf Höhe der Augen gemessen, **KL** = Kopflänge von der Schnauzenspitze bis zum Hinterrand des Kiefergelenkes, **KRL** = Kopfrumflänge von der Schnauzenspitze

bis zur Kloakenöffnung, **L** = Länge, lateral = seitlich, **Lo** = Lorealschuppenreihen, **MBS** = Naturhistorisches Museum Basel, **MCZ** = Museum of Comparative Zoology (Cambridge), **median** = in der Mitte, **MHNP** = Muséum Histoire Naturelle Paris, **NMW** = Naturhistorisches Museum Wien, **R** = Reihen, **SbL** = Sublabialia (Unterlippenschilder), **Sbo** = Subocularia (Schilder unter dem Auge bis zu den Lippenschildern), **SC** = Subcaudalia (Schilder auf der Schwanzunterseite), **SL** = Schwanzlänge, **SpL** = Supralabialia (Oberlippenschilder), **SpO** = Supraocularia (Schilder des Augenringes direkt über dem Auge), **TL** = Totallänge, **UG** = University of Ghana (Legon), **USNM** = United States National Museum (Washington), **V** = Ventralia (Bauchschilder), **ventral** = bauchseitig, \varnothing = Durchmesser bzw. Durchschnitt; **E** = Echis, **c** = carinatus, **p** = pyramidum, **l** = leakeyi, **so** = sochureki, **o** = ocellatus.

Den folgenden Damen und Herren danke ich für ihre wertvollen Anregungen und ihre aufbauende Kritik, für das Ausleihen von Material und das Bereitstellen von Arbeitsplätzen: Dr. E. N. Arnold, London. — Dr. L. Capocaccia, Genova. — Dr. J. Eiselt, Wien. — J. Garzoni, Lausanne. — Prof. Dr. J. Guibé, Paris. — P. Hübscher, Basel. — Dr. B. Hughes, Legon, Ghana. — Dr. E. Kramer, Liestal. — Dr. F. Krapp, Fribourg. — H. Kratzer, Zürich. — S. und H. Martin, Basel. — Dr. H. Marx, Chicago. — H. Schweizer, Basel. — E. Sochurek, Wien. — Dr. E. Williams, Cambridge, Mass. — A. Zingg, Pratteln, BL.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Sandrasselotter von Westafrika wird als neue Unterart — *Echis carinatus ocellatus* — beschrieben. Neben einem rel. kurzen Schwanz und breiten Kopf zeichnet sie sich gegenüber den restlichen Rassen (*Echis carinatus pyramidum* aus Ägypten, *E. c. leakeyi* aus Kenya, *E. c. sochureki* aus Vorderasien und *E. c. carinatus* aus Südindien) vor allem durch ihre auffällige laterale Ocellenzeichnung aus. Zudem weist sie eine ausserordentlich geringe Beschuppung der Körperunterseite auf. Ihre derzeit bekannte Verbreitung erstreckt sich vom südwestlichen Tschad westwärts bis zu den Ostgrenzen des Senegal und zur Elfenbeinküste.

RÉSUMÉ

L'échide carénée d'Afrique occidentale est décrite comme une nouvelle sous-espèce: *Echis carinatus ocellatus*. Comparée aux autres races (*Echis carinatus pyramidum* d'Égypte, *E. c. leakeyi* du Kenya, *E. c. sochureki* du Proche-Orient et *E. c. carinatus* de l'Inde méridionale), elle est caractérisée par une queue relativement courte et une tête large, ainsi que par une série remarquable d'ocelles latéraux. En outre, le nombre de plaques ventrales et sous-caudales est très faible. La répartition actuellement connue s'étend du sud-ouest du Tchad jusqu'à l'est du Sénégal et à la Côte-d'Ivoire.

SUMMARY

The Carpet Viper of western Africa is described as a new subspecies: *Echis carinatus ocellatus*. Compared to the others races (*Echis carinatus pyramidum* of Egypt, *E. c. leakeyi* of Kenya, *E. c. sochureki* of the Near East and *E. c. carinatus* of southern India), he is distinguished by a relatively short tail and a broad head, so as by a pattern of conspicuous lateral ocelli. Besides, the number of ventral and subcaudal plates is very small. At present, the known distribution ranges from southwestern Tchad westwards to eastern Senegal and Ivory Coast.

SCHRIFTEN

- CANSDALE, G. S. 1961. *West African Snakes*. West African Nature Handbooks. London. VI, 74 pp. Abb.
- LOVERIDGE, A. 1957. *Check List of the Reptiles and Amphibians of East Africa (Uganda; Kenya; Tanganyika; Zanzibar)*. Bull. Mus. Comp. Zool. 117, (2): 153-362, XXXVI.
- MARCHETTI, C. 1967. *Paarung und Eiablage von Cerastes cerastes (Linnaeus) 1758, der Hornviper*. Aqua Terra. 4, (8): 61-62, Abb. Biberist, SO.
- SCHWEIZER, H. 1952. *Ueber geschlüpfte Eigelege der Brillenschlange (Naja naja kaouthia) und der Hornviper (Aspis cerastes)*. DATZ. Stuttgart. 5, (1/2): 19-21, 51-53, Abb.
- STEMMLER, O. 1969. *Die Sandrasselotter aus Pakistan: Echis carinatus sochureki subsp. nov.* Aqua Terra. 6, (10): 118-125, Abb. (ausführliches Literaturverzeichnis), Biberist, SO.
- STEMMLER, O. & E. SOCHUREK 1969. *Die Sandrasselotter von Kenya: Echis carinatus leakeyi subsp. nov.* Aqua Terra. 6, (8): 89-94, Abb. (ausführliches Literaturverzeichnis), Biberist, SO.
- VILLIERS, A. 1950. *La Collection de Serpents de l'I.F.A.N.* Institut Français d'Afrique Noire, Catalogue VI, Dakar, 155 pp. Abb.
- VILLIERS, A. 1963. *Les Serpents de l'Ouest Africain*. Institut Français d'Afrique Noire, Initiations Africaines II, Dakar, 190 pp., Abb.



ABB. 1

Der Holotypus von *Echis carinatus ocellatus*, MBS. Nr. 17692.

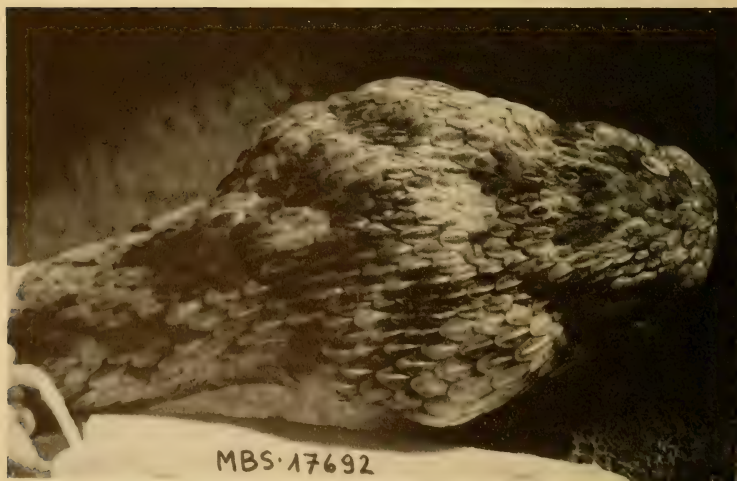


ABB. 2

Die Kopfoberseite des Holotypus von *Echis carinatus ocellatus*.

Färbungsunterschiede zwischen *Sorex araneus* Linnaeus 1758 und *Sorex gemellus* Ott 1968 (*Mammalia*, *Insectivora*) *

von

Jürg OTT und Jürgen OLERT

Glärnischstr. 28, 8810 Horgen, Schweiz

und

Verweyenstrasse 20, 53 Bonn, Bundesrepublik Deutschland

Mit 2 Abbildungen und 5 Tabellen

INHALT

1. Einleitung	283
2. Fangergebnisse	284
3. Morphologische und cytologische Klassierung	285
4. Jungtiere aus früheren Fängen	287
5. Trennwirkung quantitativer Merkmale	288
6. Zusammenfassung	290
7. Summary	290
8. Literatur	291

1. EINLEITUNG

Die Diagnose der Art *Sorex gemellus* wurde von OTT (1968: 64) folgendermassen gegeben: « *Sorex* art., die in den meisten Merkmalen morphologisch un-

* Die Kosten der Feldarbeit wurden von Herrn Prof. von Lehmann, Bonn, getragen, dem an dieser Stelle herzlich dafür gedankt sei.

unterscheidbar ist von *Sorex araneus* L. 1758. Im Vergleich mit dieser hat *Sorex gemellus* jedoch 1. einen eindeutig verschiedenen Karyotyp (...), 2. einen kürzeren Schädel und 3. einen kürzeren Schwanz. » Dass *S. gemellus* und *S. araneus* zwei Arten sind, ergab sich aus dem Nachweis, dass auch bei engstem Zusammenleben keine Bastarde zwischen den zwei Gruppen auftreten.

Schon 1955 berichtete v. LEHMANN von zwei äusserlich gut unterscheidbaren Formen von *Sorex araneus* im Rheinland (OTT hatte diese Arbeit leider übersehen): der "helle Typ" ist deutlich kleiner als der "dunkle Typ". Es hatte sich zudem gezeigt, dass die beiden Formen auch räumlich etwas getrennt sind, wenn auch die meisten untersuchten Gebiete anscheinend von beiden Formen gemeinsam bewohnt sind.

BAUER griff 1960 diese Beobachtung v. LEHMANNs auf und vermutete, es handle sich beim "kleinen, hellen" Typ um eine neue Art, die der noch nicht sehr lange von *S. araneus* unterschiedenen *Sorex arcticus* nahestehe. v. LEHMANN zeigte aber 1968 in einer morphologischen Untersuchung, dass zwischen *Sorex arcticus* und dem "kleinen, hellen" Typ doch relativ grosse Unterschiede bestehen.

OLERT zeigte 1969 quantitativ, dass bei *Sorex araneus* ein Zusammenhang besteht zwischen Grösse und Färbung. Auf Grund der Helligkeit der Flanken hatte er 53 in verschiedenen Gebieten Deutschlands gefangene Tiere in 3 Klassen eingeteilt (I: Flanken gleich hell wie Bauch; II: Flanken dunkler als Bauch, aber heller als Rücken; III: Flanken annähernd so dunkel wie Rücken). Die Schädel der Tiere I/II waren deutlich kürzer als die der Tiere III. Im weiteren war kein Zusammenhang festzustellen zwischen Färbung und Umwelt.

Es stellt sich nun die Frage, ob vielleicht *Sorex gemellus* identisch ist mit dem "kleinen, hellen" Typ. Herr Prof. von Lehmann regte in einem Brief an Ott an, es sollten Tiere von beiden Arten im Winterfell gefangen und auch cytologisch analysiert werden (im Winterfell sind die Unterschiede zwischen "hell" und "dunkel" am deutlichsten). Wir wählten als Fanggebiet eine Gegend, in der sicher beide Arten gefangen werden können (Val d'Illicz für *Sorex gemellus* und Champéry für *Sorex araneus*; das sind Fanggebiete von OTT, 1968).

2. FANGERGEBNISSE

In der Zeit vom 4.—8. April 1969 wurden mit Schlag- und Kastenfallen 16 Waldspitzmäuse gefangen (Tab. 1). Die Distanz zwischen den beiden Fanggebieten beträgt 3.35 km (Luftlinie).

Von den 11 lebenden Tieren wurden Chromosomenpräparate gemacht (Milz und Hoden; Methodik in OTT, 1968). Die Felle wurden folgendermassen präpariert: die frischabgezogenen Häute werden auf der Bauchseite vom After bis zum Mund aufgeschnitten und mit Nadeln flach ausgespannt.

TABELLE 1

Fangorte und Fangergebnisse.

Ort	Geogr. Länge und Breite	Schweizer Koordinaten	Höhe über Meer	Gefangene Tiere
Val d'Illiez . . .	6° 54.0196' E 46° 12.4194' N	558.38/ 117.30	791 m	3 ♂♂, 2 ♀♀ (wovon 1 ♀ trächtig mit 7 Embryonen)
Champéry . . .	6° 52.6765' E 46° 10.8649' N	556.63/ 114.45	910 m	6 ♂♂, 5 ♀♀

3. MORPHOLOGISCHE UND CYTOLOGISCHE KLASSIERUNG

OLERT ordnete nach seiner Erfahrung in Deutschland die Tiere in "helle, kleine" und „dunkle, grosse“, während Ott die Chromosomenpräparate interpretierte (Tab. 2). Von den 5 in Schlagfallen tot gefangenen Tieren wurden keine Chromosomenpräparate gemacht; 2 Tiere lieferten keine schönen Chromosomenbilder und liessen sich daher cytologisch nicht eindeutig bestimmen. 8 Tiere liessen sich sowohl morphologisch als auch cytologisch eindeutig charakterisieren. Tabelle 3 zeigt diese 8 Tiere in einer Vierfeldertafel. Die Nullhypothese der Unabhängigkeit der 2 Einteilungskriterien hat im Fisher-Test nur eine Wahrscheinlichkeit von 0.036, d.h. ein Zusammenhang zwischen morphologischen und cytologischen Einteilungskriterien ist mit einer Irrtumswahrscheinlichkeit von 3.6% mässig gut gesichert.

TABELLE 2

*Morphologische ('Typ') und cytologische ('Art')**Bestimmung der gefangenen Waldspitzmäuse.*

H = klein, hell D = gross, dunkel

A = *S. gemellus* B = *S. araneus*

— = keine cytologische Untersuchung

? = Resultat unsicher

Tier Nr. . . .	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
Geschlecht . .	♂	♀	♂	♂	♀	♀	♂	♂	♀	♂	♂	♀	♀	♂	♂	♀
Typ	H	H	D	H	H	H	D	D?	D	D	H?	D?	D	D	D	D
Art	A	A	B	A	—	—	B	B	B	B	—	—	—	B	?	?

TABELLE 3

Verteilung der 8 morphologisch und cytologisch eindeutig bestimmten Tiere auf die 4 möglichen Klassen (Symbole wie in Tab. 2).

Morphol. \ Cytol.	A	B
H.	3	0
D.	0	5

Diese Vierfeldertafel lässt sich übrigens auch mit χ^2 auswerten. Nach verschiedenen Empfehlungen sollte zwar kein Erwartungswert wesentlich unter 5 liegen, wenn χ^2 nur einen Freiheitsgrad besitzt, und hier betragen die Erwartungswerte 1.125, 1.875, 1.875 und 3.125. Nun haben aber LEWONTIN und FELSENSTEIN (1965) in einer Monte Carlo-Untersuchung unter anderem gezeigt, dass der χ^2 -Test immer konservativ ist (d.h. die wahre Irrtumswahrscheinlichkeit ist kleiner oder gleich gross wie die tabellierte), solange kein Erwartungswert unter 1 sinkt. Die Berechnung unserer Tafel (mit Yates' Korrektur für Kontinuität) ergibt einen χ^2 -Wert von 4.302. Die entsprechende Irrtumswahrscheinlichkeit beträgt 0.038 (exakt berechnet) in erstaunlich guter Übereinstimmung mit dem oben erhaltenen Wert von 0.036.

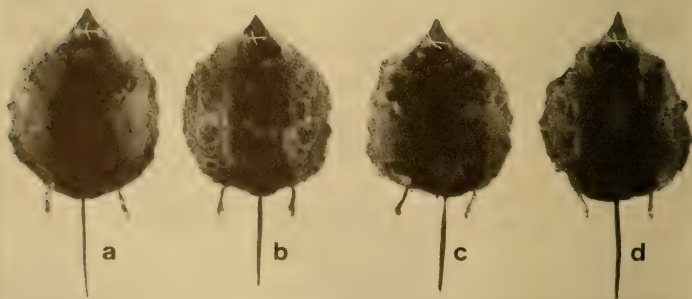


Abb. 1

Felle von in Val d'Illiez/Champéry gefangenen Waldspitzmäusen.

- a = *S. gemellus* (Sommerfell)
- b = *S. gemellus* (Winterfell)
- c, d = *Sorex araneus* (Winterfell)

Damit lässt sich sagen, dass der "kleine, helle" Typ v. LEHMANN'S (1955) wahrscheinlich identisch ist mit *Sorex gemellus*. Abb. 1 zeigt Felle beider Arten.

Die Felle adulter Tiere der zwei Arten lassen sich folgenderweise charakterisieren (alle Farbangaben nach RIDGWAY, 1912):

Sorex araneus :

Winter: Oberseite Clove Brown bis Seal Brown (in einigen Fällen fast schwarz).
Bauchseite Pale Smoke Gray. Durch die relativ breite Rückenzone erscheint das Tier dunkel.

Sommer: Kein adultes Tier im Sommerkleid vorhanden.

Sorex gemellus :

Winter: Oberseite Clove Brown bis Light Seal Brown. Bauchseite (in einigen Fällen fast weiss) Pale Olive Buff bis Pale Smoke Gray. Durch die relativ schmale Rückenzone erscheint das Tier hell.

Sommer: Oberseite Clove Brown. Bauchseite Smoke Gray, schwach bräunlich überhaucht.

4. JUNGTIERE AUS FRÜHEREN FÄNGEN

Bei vielen adulten Tieren lässt sich offenbar auf Grund der Helligkeit der Seitenfärbung erkennen, um welche Art es sich handelt. Um diese Verhältnisse auch bei Jungtieren zu prüfen, wurden die Bälge der früher unterhalb von Frenières (punktiertes Gebiet auf Abb. 5 in OTT, 1968) gefangenen Waldspitzmäuse nochmals ins Wasser gelegt und ebenso flach präpariert wie die vorliegenden Felle aus Val d'Illiez. Die drei Jahre alten Häute liessen sich natürlich nicht mehr so gut ziehen wie die frischen.

Tatsächlich zeigte sich ein deutlicher Unterschied zwischen den zwei Arten (vgl. Abb. 2):

Sorex araneus : Oberseite Bister bis Mummy Brown. Bauchseite fast weiss (meist heller als Pale Pinkish Buff).

Sorex gemellus : Oberseite Bister bis Mummy brown. Bauchseite Snuff Brown (dunkel) bis Pinkish Buff (hell).

Durch den auffälligen Kontrast zwischen Ober- und Bauchseite bei *S. araneus* gelang eine Artentrennung meist auf Anhieb. Interessant ist die Tatsache, dass im adulten Stadium *S. gemellus* kontrastreicher gezeichnet ist (siehe auch Abb. 1).

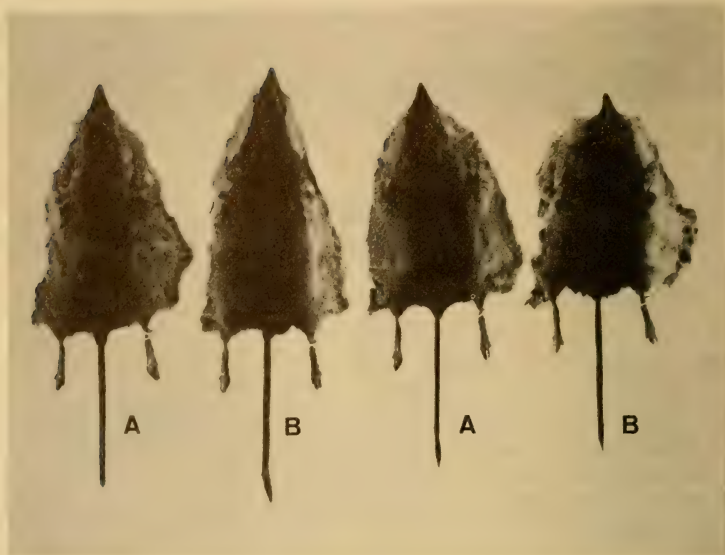


ABB. 2

Felle von Jungtieren, 1966 unterhalb von Frenières gefangen.

A = *S. gemellus*

B = *S. araneus*

5. TRENNWIRKUNG EINZELNER MERKMALE

Jetzt interessiert natürlich, ob es möglich ist, mit Hilfe irgend einer am Fell gemessenen Länge die beiden Arten voneinander zu unterscheiden. Zu Vergleichszwecken wurden noch zwei Körpermasse dazugenommen. In Tabelle 4 sind die Mittelwerte folgender Masse angegeben:

CB = Schädellänge (mm), gemessen vom Vorderrand der Zahnhöhlen der ersten Schneidezähne bis zum Hinterrand der Hinterhauptsgelenkhöcker.

Sch = Schwanzlänge (mm).

a = Breite der dunklen Rückenzone (mm).

a.c = Breite der Rückenzone relativ zum Bauchumfang c (100 a/c in %).

a.l = Breite der Rückenzone relativ zur Kopfrumpflänge l des Tieres (100 a/l in %).

TABELLE 4

Tierzahlen und Mittelwerte der gemessenen Merkmale (Symbole vgl. Kap. 5).

* dieses Mittel wurde aus 5 Werten berechnet, da ein Schädel zertrümmert ist.

	Sorex gemellus aus				Sorex araneus aus			
	Frenières		Val d'Illez		Frenières		Val d'Illez	
	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀
n	6	6	2	3	6	5	6	2
CB	19.62*	19.55	19.35	19.27	19.95	19.74	19.78	19.95
Sch	44.4	45.0	41.8	46.7	49.3	46.4	47.1	47.8
a	18.2	16.9	26.3	27.7	18.8	19.4	30.0	28.8
a.c	40	39	40	44	44	40	47	51
a.l	30	28	41	44	31	33	48	52

In die Berechnungen wurden auch diejenigen Tiere einbezogen, deren Karyotyp nicht bestimmt werden konnte, die aber auf Grund der Färbung eindeutig einer der 2 Arten zugeordnet werden können.

Für jedes Merkmal lässt sich in einer 3-fachen Varianzanalyse berechnen, wie stark es beeinflusst ist durch die 3 Faktoren:

O = Ort (Frenières — Val d'Illez) Dieser Faktor schliesst auch die unterschiedliche Präparation der Felle ein.

A = Art (*S. aran.* — *S. gemellus*).

S = Geschlecht (♂ — ♀).

Es treten nicht in jeder Kombination gleich viele Tiere auf. Da die exakte Berücksichtigung dieser Tatsache ziemlich aufwendig ist, wurde die Analyse nach einer approximativen Methode von SCHEFFÉ (1967: 362) berechnet. In Tabelle 5 sind die F-Werte (Varianzen-Quotienten) der Haupt- und Wechselwirkungen angegeben (Freiheitsgrade: $n_1 = 1$, $n_2 = 28$, resp. 27 für Merkmal CB). Signifikanz (d.h. gesicherter Einfluss der entsprechenden Wirkung) liegt vor, wenn $F > \text{ca. } 4.2$ (Irrtumswahrscheinlichkeit $p = 5\%$) resp. $F > \text{ca. } 7.7$ ($p = 1\%$). Diese Grenzen sind allerdings wegen der Verschiedenheit der Varianzen nicht ganz zuverlässig; sie sollen daher nur als ungefähre Richtlinien gelten.

Aus Tabelle 5 lassen sich folgende Schlüsse ziehen: die Merkmale a, a.c und a.l eignen sich nicht gut zur Trennung der Arten, weil sie stark von der Präparationsmethode der Felle abhängen (das ist hier die Hauptbedeutung des Faktors "Ort"). Die Vergleichsmerkmale CB und Sch trennen die Arten relativ gut und sind unabhängig von der Herkunft der Tiere (die hohen Wechselwirkungen bei Sch sind wohl zufallsbedingt); immerhin wird — wie schon früher festgestellt

(OTT, 1968) — dabei keine vollständige Trennung erreicht. Dafür wird wohl eine lineare Kombination mehrerer Merkmale nötig sein (Diskriminanzanalyse). Keine der gemessenen Grössen gibt irgendeinen Anhaltspunkt für einen Geschlechtsdimorphismus (Faktor "Sex").

TABELLE 5

Varianzenquotient F in der Varianzanalyse mit den 3 Faktoren Ort, Art und Sex (Symbole der Merkmale siehe Kap. 5).
Signifikanzschranken von F : 4.2 (5%) resp. 7.7 (1%).

	F-Werte für die Merkmale				
	CB	Sch	a	a.c	a.l
O = Ort	1.1	0.5	102.7	7.1	54.2
A = Art	11.5	21.8	4.2	7.0	5.9
S = Sex	0.2	1.4	0.0	0.4	0.4
Wechsel- wirkungen	OA	1.5	0.0	1.5	1.0
	OS	0.6	8.4	0.0	3.6
	AS	0.0	8.1	0.0	0.1
	OAS	0.6	0.1	1.3	0.1

6. ZUSAMMENFASSUNG

Im Frühling 1969 wurden in der Gegend von Val d'Illiez/Champéry (Wallis, Schweiz) 16 Waldspitzmäuse gefangen. Die cytologische und morphologische Untersuchung zeigte, dass die von v. LEHMANN 1955 zuerst beschriebene "kleine, helle" Form der Waldspitzmaus in Deutschland wahrscheinlich identisch ist mit *Sorex gemellus*, während *Sorex araneus* der "grossen, dunklen" Form entspricht. Tabelle 3 zeigt, dass eine Einteilung der Tiere in beide Formen und damit eine Artbestimmung nach Merkmalen der Färbung im allgemeinen gut möglich ist; der Versuch, durch metrische Erfassung der Färbungsmerkmale eine Artentrennung zu erreichen, erbrachte noch keine befriedigende Lösung.

Eine Ausdehnung der Untersuchung auf früher gefangene Jungtiere ergab, dass bei diesen noch grössere Unterschiede in der Fellfärbung bestehen, die es gestatten, einen grossen Teil der Jungtiere sicher der einen oder anderen Art zuzuordnen.

7. SUMMARY

In spring 1969, in the neighbourhood of Val d'Illiez/Champéry (Switzerland; coordinates in table 1), 16 common shrews were caught and classified by the following two methods, each method leading to two groups: 1) cytologically separated into the 2 species *Sorex araneus* and *Sorex gemellus* (OTT, 1968) (5 animals

were dead and could not be used; two others did not give a definite result); 2) morphologically separated into "large, dark" and "small, light" (this differentiation was first observed by v. LEHMANN, 1955, in West Germany).

According to both criteria, 8 animals could be clearly classified (see the 2×2 table, tab. 3). In the Fisher Test the null hypothesis of independence between the two methods has a (two-sided) probability of 3.8%; this implies that the "small, light" group is probably identical with *Sorex gemellus*.

A determination of the species on the basis of the colour is in general possible (see figure 1). The attempt to classify by means of measured colour characteristics did not give a satisfactory result (see analysis of variance in table 5; factors: O = 2 locations of capture with different skinning methods in each location, A = 2 species, S = 2 sexes; measurements: CB = length of cranium, Sch = tail length, a = width of the dark zone on the back, a.c = $a.100/(\text{circumference of the body})$, a.l = $a.100/(\text{body length without tail})$).

An extension of these methods to the young animals caught 1966 in Frenières (OTT, 1968) gave even a larger difference in the fur colours allowing classification of most of the young animals into the 2 species (see figure 2).

8. LITERATUR

- BAUER, K. 1960. *Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Oesterreich)*. Bonn. zool. Beitr. 11: 141-344.
- LEHMANN, E. v. 1955. *Ueber die Untergrundmaus und Waldspitzmaus in NW-Europa*. Bonn. zool. Beitr. 6: 8-27.
- 1968. *Zum Sorex arcticus-Problem in Westeuropa*. Säugetierkundl. Mitt. 16: 259-261.
- LEWONTIN, R. C and J. FELSENSTEIN. 1965. *The robustness of homogeneity tests in $2 \times N$ tables*. Biometrics. 21 (1): 19-33.
- OLERT, J. 1969. *Fellzeichnung und Grösse rheinischer Waldspitzmäuse (Sorex araneus) (Mamm.-Insectivora)*. Decheniana (Bonn). 122: 123-127.
- OTT, J. 1968. *Nachweis natürlicher reproduktiver Isolation zwischen Sorex gemellus sp. n. und Sorex araneus Linnaeus 1758 in der Schweiz (Mammalia, Insectivora)*. Rev. suisse Zool. 75: 53-75.
- Auf S. 64 dieser Arbeit ist ein *Rechenfehler* zu korrigieren: "r = 0.07" statt "r = 0,03" in Zeile 14; "7" statt "3" in Zeile 15.
- RIDGWAY, R. 1912. *Color standards and color nomenclature*. Washington D. C.
- SCHEFFÉ, H. 1967. *The analysis of variance*. John Wiley.



Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de *Pseudosinella* cavernicoles (Insecta : Collembola)

par

Hermann GISIN et Maria Manuela da GAMA

Muséum d'Histoire naturelle de Genève

et

Musée Zoologique de l'Université de Coimbra

Avec 8 figures dans le texte

SOMMAIRE

TAXONOMIE ET ÉVOLUTION DES ESPÈCES

<i>Pseudosinella duodecimocellata</i> HANDSCHIN, 1928 (désignation d'un lectotype)	294
<i>Pseudosinella duodecimoculata</i> BONET, 1931	296
<i>Pseudosinella superduodecima</i> n. sp.	298
<i>Pseudosinella subduodecima</i> n. sp.	301

RÉSUMÉ	302
------------------	-----

ZUSAMMENFASSUNG	302
---------------------------	-----

SUMMARY	303
-------------------	-----

BIBLIOGRAPHIE	303
-------------------------	-----

TAXONOMIE ET ÉVOLUTION DES ESPÈCES

***Pseudosinella duodecimocellata* HANDSCHIN, 1928**

(désignation d'un lectotype)

Figs. 1, 2 et 3

Taxonomie et évolution :

Grâce au Dr W. Wittmer, conservateur d'Entomologie au Muséum d'Histoire naturelle de Bâle, et par l'entremise du Dr B. Hauser, nous avons eu la possibilité d'examiner la série-type de *Ps. duodecimocellata*, dans laquelle nous avons désigné un lectotype. Cette série-type est déposée au Muséum d'Histoire naturelle de Bâle.



FIG. 1.

Pseudosinella duodecimocellata.
Yeux, côté gauche. Type.

Ps. duodecimocellata semble être généalogiquement voisin de *Ps. duodecimpunctata* DENIS, 1931 et de *Ps. duodecimoculata* BONET, 1931. De la première espèce, il se distingue par les macrochètes céphaliques, dont la formule est R000 chez l'espèce de DENIS et R111 chez *duodecimocellata*, et par les soies $m_{2,e}, l_{1,1}, l_{2,1}$ de la base du labium, qui sont ciliées chez *Ps. duodecimocellata* et lisses chez *Ps. duodecimpunctata*. Les particularités non adaptatives qui différencient l'espèce de HANDSCHIN de celle de BONET sont la présence des macrochètes céphaliques S chez *Ps. duodecimocellata*, lesquels manquent chez *Ps. duodecimoculata*, et l'absence de la soie accessoire s de l'abd. IV chez la première espèce, laquelle est présente chez la seconde.

En ce qui concerne la conformation de la griffe, *Ps. duodecimocellata* paraît un peu plus évolué que les deux autres espèces par la position plus proximale de la dent impaire. Contrairement aux autres deux espèces, l'ergot de *Ps. duodecimocellata* n'est pas spatulé, les autres caractères adaptatifs, à l'exception de quelques différences concernant la structure de la griffe, étant à peu près identiques chez *duodecimocellata*, *duodecimpunctata* et *duodecimoculata*.

Ces trois espèces appartiennent à la lignée généalogique, dont l'ancêtre doit être *Lepidocyrtus pseudosinelloides* GISIN, 1967a: p absent sur l'abd. II, R cilié sur la base du labium (GISIN 1967b: 7,20). Il semble que *Ps. duodecimocellata* dérive de cette espèce-mère par la disparition de la soie accessoire s de l'abd. IV, et des yeux G et H; en effet, outre les différences mentionnées, ces deux espèces ne se séparent que par des petits détails de la griffe.

Redescription :

Taille: 1,7-2,2 mm (et peut atteindre 2,5 mm d'après HANDSCHIN). Le pigment a entièrement disparu chez les types; d'après la description originale, il y a des

faibles traces d'un pigment diffus, qui, sur tout le corps, mais particulièrement sur le th. II et sur les coxae, se présente comme des ponctuations brunes; les taches oculaires et le front sont foncés. 6+6 yeux, dont la taille et la disposition sont indiquées sur la figure 1; voir également la figure 11 in HANDSCHIN 1928:25. Antennes/diagonale céphalique = 1,6-1,7. Macrochètes dorsaux: R111/00/

FIG. 2.

Pseudosinella duodecimocellata. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux. Types.

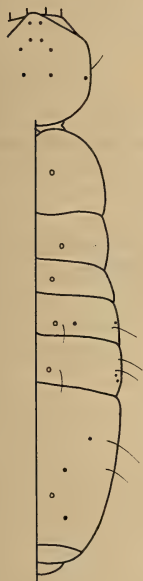


FIG. 3.

Pseudosinella duodecimocellata. Griffe III. Lectotype.

0101+2, dont la disposition est indiquée sur la figure 2; la trichobothrie céphalique dorsolatérale a été observée une fois; sur l'abd. IV, le pseudopore semble être un peu plus rapproché du macrochète médial postérieur que du médial antérieur. Chétotaxie de l'abd. II:-aBq. Base du labium: $M_1M_2REL_1L_2$; tous ces poils sont distinctement ciliés. Soie accessoire s de l'abd. IV absente. La dent impaire de la griffe (fig. 3) est située à environ 50% de la crête interne, comme HANDSCHIN écrit également. Les dents proximales sont placées à peu près au même niveau, mais quelquefois la proximale postérieure semble un peu plus basale que l'antérieure. Cette dent paraît un peu moins développée que la postérieure. Empodium voir figure 3. Ergot tibiotarsal non spatulé (fig. 3). Les dents apicale et anteapicale du mucron sont subégales.

Matériel examiné :

Höhle Ledenik, Bulgarie, 6 types (3 juv.), leg. Buresch, 2-VI-1926 — station du lectotype (Muséum d'Histoire naturelle de Bâle — III.299).

Höhle Temnata Dupka, 3 types, leg. Buresch, 15-V-1926 (Muséum d'Histoire naturelle de Bâle — III.299).

***Pseudosinella duodecimoculata* BONET, 1931**

Figs. 4, 5 et 6

Taxonomie et évolution :

Cette espèce, dont nous avons examiné un nombreux matériel cavernicole cité ci-dessous, parmi lequel se trouvent 4 spécimens de la Cueva de Mairuele-

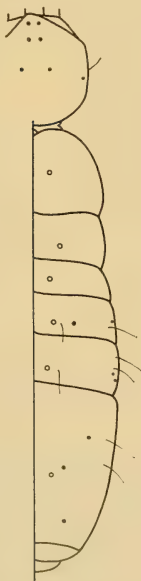


FIG. 4.

Pseudosinella duodecimoculata. Répartition des macrochètes, des trichobothries et des pseudopores dorsaux.

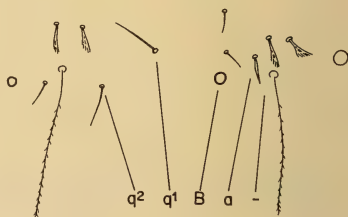


FIG. 5.

Pseudosinella duodecimoculata.
Chétotaxie dorsale de l'abd. II, côté gauche.

gorreta (Alava), d'où BONET a aussi étudié 3 exemplaires, est un représentant de la lignée généalogique dont l'ancêtre doit être *Lepidocyrtus pseudosinelloides*. Il se peut même qu'elle soit l'espèce la plus proche qu'on connaisse actuellement de ce *Lepidocyrtus*. En effet, le seul détail non adaptatif qui différencie *Ps. duodecimoculata* de *Lep. pseudosinelloides* est l'absence des macrochètes céphaliques S. Tous

les autres caractères chétotaxiques sont identiques chez ces deux espèces; voir, par exemple, la chétotaxie de l'abd. II (fig. 1 (GISIN 1967a: 394) et fig. 5).

En outre, l'espèce de BONET se sépare de *Lep. pseudosinelloides* par la réduction du nombre des yeux et par des particularités concernant la conformation de la griffe.

Il est intéressant de constater que ces deux espèces proviennent de grottes de la même province espagnole (Huesca).

Redescription :

Taille: 1,7-2 mm. Il y a du pigment ponctiforme relativement dense sur tout le corps et principalement sur la face ventrale, et aussi sur les antennes, sur les pattes, à l'exception des tibiotarses, où le pigment est très faible, ainsi que sur le manubrium, et concentré sur le front et dans les 6+6 yeux. Antennes/diagonale céphalique = 1,4-1,65. Les deux sensilles de l'organe antennaire III présentent la forme habituelle, cylindrique. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R011/00/0101+2, dont la disposition est indiquée sur la figure 4. Chétotaxie de l'abd. II: -aBq₁q₂ (fig. 5). Base du labium: M₁M₂REL₁L₂; tous ces poils sont ciliés. Soie accessoire s de l'abd. IV présente. La dent impaire de la griffe (fig. 6) est située à environ 60-67% de la crête interne. La dent proximale postérieure est un peu plus développée et plus basale que la proximale antérieure, dont la taille est un peu plus grande que celle de la dent impaire. Empodium voir figure 6. Ergot spatulé (fig. 6). Les dents apicale et antéapicale du mucron sont subégales.

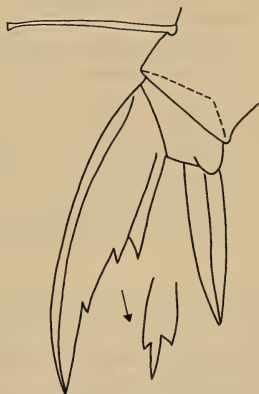


FIG. 6.

Pseudosinella duodecimoculata.
Griffe III, face antérieure.

Stations :

Grottes d'Espagne:

Forau de la Drolica, Sarsa de Surta, Boltaña, Huesca, 20 exemplaires, 26-VI-1911 (Biospeologica n° 458).

La Grallera de Estadilla, Estadilla, Tamarite-de-Litera, Huesca, 7 exemplaires, 2-VII-1911 (Biospeologica n° 463).

Cueva de San Salvador, Bonansa, Benabarre, Huesca, 7 exemplaires, 20-VI-1911 (Biospeologica n° 453).

Forat la Bou, Serradell, Tremp, Lerida, 2 exemplaires, 16-VI-1911 (Biospeologica n° 446).

Cova del Gel, Llimiana, Tremp, Lerida, 1 exemplaire, 7-IX-1910 (Biospeologica n° 388).

Cueva de Mairuelegorreta (Monte Gorbea), Cigoitia, Vitoria, Alava, 4 exemplaires, 28-VIII-1919 (Biospeologica n° 957).

Cueva del Manantial de Gorbea, Cigoitia, Vitoria, Alava, 1 exemplaire, 27-VIII-1919 (Biospeologica n° 956).

Grottes de France:

Grotte d'Istaürdy, Aussurucq, Mauléon, Basses-Pyrénées, 1 exemplaire, 5-IX-1913 (Biospeologica n° 686).

Grotte de Peyrounard, Mas-d'Azil, Ariège, 4 exemplaires, 20-XII-1919 (Biospeologica n° 980).

Rivière souterraine de Sarguet, Baulou, Varilhes, Ariège, 6 exemplaires, 16-VII-1908 (Biospeologica n° 227).

Grotte de Capètes, Freychenet, Foix, Ariège, 20 exemplaires, 24-V-1920 (Biospeologica n° 1037).

Barrenc d'al coll de Sant Lluís, Caudiès-de-Fenouillède, Saint-Paul-de-Fenouillet, Pyrénées-Orientales, 4 exemplaires, 5-VII-1910 (Biospeologica n° 355).

Grotte de Gourgue, Arbas, Aspet, Haute-Garonne, 11 exemplaires (élevages du Laboratoire de Moulis), 8-IV-1968.

***Pseudosinella superduodecima* n. sp.**

Fig. 7

Diagnose différentielle et évolution :

Comme nous l'avons mentionné (GISIN et GAMA 1970: 175-176), c'est le Dr CHRISTIANSEN qui a découvert les deux nouvelles formes du groupe *duodecimoculata*, *Ps. superduodecima* n. sp. et *Ps. subduodecima* n. sp., qui ne se distinguent que par des caractères chétotaxiques.

Les caractères différentiels de *Ps. superduodecima* n. sp. par rapport à *Ps. duodecimoculata* concernent spécialement la chétotaxie de l'abd. II:

1 Le microchète a est toujours transformé en macrochète, beaucoup plus petit que le macrochète B (fig. 7). Chez *duodecimoculata*, a est un microchète (fig. 5).

2 Chez la nouvelle espèce, nous avons trouvé des différences concernant la présence ou l'absence du microchète entouré d'un cercle en pointillé sur la figure 7. Ce microchète est présent chez la plupart des populations étudiées, et manque chez tous les spécimens des stations Cova d'Ormini, grotte de la Cigalère, et

grotte de Cambonires (chez les exemplaires provenant de Aven du Courrège et de la grotte d'Aurouze, nous n'avons pas pu voir si ledit microchète est ou non présent). D'ailleurs, chez de nombreuses espèces examinées, *Ps. duodecimoculata* y compris (fig. 5), ce microchète fait également défaut.

Chez les exemplaires de *Ps. superduodecima* n. sp., qui ne possèdent pas le même microchète, nous n'avons observé que deux microchètes avant la deuxième trichobothrie, la plus éloignée du pseudopore, mais ne sommes pas arrivés à une conclusion certaine sur la valeur taxonomique de ce détail.

Chez *Ps. duodecimoculata*, ledit microchète n'existe pas non plus (fig. 5).

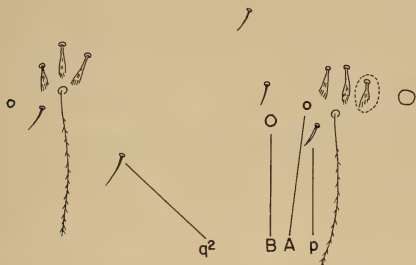


FIG. 7.

Pseudosinella superduodecima n. sp. Chétotaxie dorsale de l'abd. II, côté gauche.

3 Le microchète p, bien que relativement peu développé, est toujours présent chez la nouvelle espèce (fig. 7). La présence de p et de R cilié sur la base du labium va à l'encontre de la corrélation habituelle, car chez les espèces de *Lepidocyrtus* les plus proches qu'on connaisse de l'origine des *Pseudosinella* (ainsi que chez les *Pseudosinella* qui dérivent de ces *Lepidocyrtus*), la présence de p sur l'abd. II est corrélatrice avec r du labium rudimentaire (*Lep. pallidus* REUTER emend. GISIN, 1965), et le manque de p corrélatif avec R cilié (*Lep. pseudosineloides*).

La corrélation présentée par *Ps. superduodecima* n. sp. le rapproche de *Ps. intemerata* GISIN et GAMA, 1969 et de *Ps. theodoridesi* GISIN et GAMA, 1969; mais chez ces deux espèces, a de l'abd. II est un microchète et q_1 existe, et chez la seconde, la soie accessoire s de l'abd. IV fait défaut; de plus, les caractères adaptatifs de *Ps. intemerata*, de *Ps. theodoridesi* et de *Ps. superduodecima* n. sp. montrent que leur niveau évolutif est très différent.

Ps. duodecimoculata ne possède pas de p sur l'abd. II (fig. 5).

4 Nous n'avons pu observer le microchète q_1 chez aucun individu des stations citées (fig. 7). Le manque apparent de ce microchète pourrait faire penser à une

ascendance de cette espèce à partir de *Lepidocyrtus serbicus* DENIS, 1936, chez lequel q_1 est absent, p de l'abd. II existe et R de la base du labium est cilié comme chez *Ps. superduodecima* n. sp; toutefois, chez *Lep. serbicus*, a de l'abd. II fait défaut, ainsi que la soie accessoire s de l'abd. IV (qui est présente chez *superduodecima*), et avant chaque trichobothrie de l'abd. II, il n'y a que deux microchètes (fig. 1, GISIN 1967a: 394); cela rend problématique l'ascendance de *Ps. superduodecima* à partir de *Lep. serbicus*.

Chez *Ps. duodecimoculata* q_1 est toujours présent (fig. 5).

Quant à l'évolution quantitative, bien que *Ps. superduodecima* n. sp. et *Ps. duodecimoculata* semblent avoir atteint le même niveau adaptatif, il y a des petites différences concernant leur taille et leur longueur relative des antennes: chez la première espèce, la taille dépasse presque toujours 2 mm, étant comprise entre 1,9 et 2,7 mm, tandis que la taille de la seconde espèce rarement atteint 2 mm, étant le plus souvent comprise entre 1,4 et 1,8 mm. Le rapport antennes/diagonale céphalique est aussi un peu plus élevé chez la nouvelle espèce que chez l'espèce de BONET: chez *Ps. superduodecima* n. sp., ce rapport est compris entre 1,6 et 1,9, tandis que chez *Ps. duodecimoculata*, le même rapport rarement atteint 1,7, étant le plus souvent compris entre 1,4 et 1,6.

Stations :

Grottes de France:

Grotte de L'Herm, L'Herm, Foix, Ariège, 4 exemplaires, 25-V-1920 (mousses devant l'entrée de la grotte) (Biospeologica n° 1041-station de l'holotype).

Grotte d'Aurouze, Montferrier, Lavelanet, Ariège, 1 exemplaire, 24-V-1920 (Biospeologica n° 1036).

Aven du Courrège, Alos, Ariège, 2 exemplaires, leg. H. Coiffait, 4-VII-1952, coll. Cassagnau.

Grotte de la Cigalère, Seintein, Ariège, 3 exemplaires, leg. H. Coiffait, IX-1953, coll. Cassagnau.

Grotte des Cabesses, Riverenert, Saint-Girons, Ariège, 7 exemplaires (élevages du Laboratoire de Moulis), 8-IV-1968.

Grotte du Cap de la Bouiche, Moulis, Saint-Girons, Ariège, 4 exemplaires (élevages du Laboratoire de Moulis), 8-IV-1968.

Grotte de Peyrous, Taurignan Vieu, Saint-Lizier, Ariège, 6 exemplaires (élevages du Laboratoire de Moulis), 8-IV-1968.

Grotte de Couillette, Sainte-Croix-de-Volvestre, Ariège, 4 exemplaires (élevages du Laboratoire de Moulis), 8-IV-1968.

Grotte de Cambonires, Tarn, 3 exemplaires, leg. C. Bou, 1-VIII-1962, coll. Cassagnau.

Grotte de Juzet-d'Izaut, Juzet d'Izaut, Aspet, Haute-Garonne, 4 exemplaires (élevages du Laboratoire de Moulis), 8-IV-1968.

Grotte d'Espagne:

Cova d'Ormini, Montanisell, La Seo, Lerida, 20 exemplaires, 25-VIII-1910 (Biospeologica n° 378).

Types :

L'holotype, monté en préparation, et quelques paratypes sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

***Pseudosinella subduodecima* n. sp.**

Fig. 8

Diagnose différentielle et évolution :

Ps. subduodecima n. sp. et *Ps. superduodecima* n. sp. ne sont pas seulement à peu près du même niveau adaptatif, mais se rapprochent encore généalogiquement. La présence de p sur l'abd. II et de R cilié sur la base du labium les situent un peu à part par rapport à la grande majorité des espèces connues actuellement.

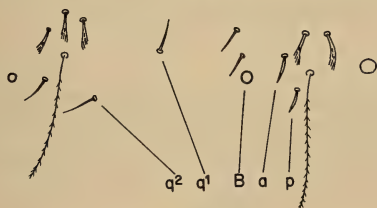


FIG. 8.

Pseudosinella subduodecima n. sp. Chétotaxie dorsale de l'abd. II, côté gauche.

Néanmoins, elles se séparent par les caractères chétotaxiques suivants:

1 Le microchète a de l'abd. II n'est pas transformé en macrochète chez *Ps. subduodecima* n. sp. (fig. 8), contrairement à *Ps. superduodecima* n. sp. (fig. 7).

2 Le microchète q_1 existe toujours chez la nouvelle espèce (fig. 8) et manque chez *Ps. superduodecima* n. sp. (fig. 7).

3 Le microchète entouré d'un cercle en pointillé sur la figure 7 de *superduodecima* fait toujours défaut chez *subduodecima*, mais avant la deuxième trichobothrie, il y a toujours trois microchètes (fig. 8) comme chez *superduodecima*.

4 Sur l'abd. IV, la soie accessoire s est absente chez *Ps. subduodecima* n. sp., étant présente chez *superduodecima*.

Le manque de s éloigne aussi la nouvelle espèce de *Ps. duodecimoculata*, dont elle se sépare encore par la présence de p sur l'abd. II. Ce sont les seules deux différences qui distinguent *subduodecima* de *duodecimoculata*.

Les caractères non adaptatifs mentionnés pour la nouvelle espèce se trouvent chez *Ps. theodoridesi*, mais l'évolution adaptative de cette espèce est beaucoup plus avancée que celle de *Ps. subduodecima* n. sp.

En ce qui concerne les caractères adaptatifs, il semble que *Ps. subduodecima* n. sp. se différencie de *superduodecima* par sa taille un peu plus petite (1,4-1,8 mm) et par la longueur relative des antennes, qui sont un peu plus courtes que chez *superduodecima*, le rapport antennes/diagonale céphalique étant compris entre 1,4 et 1,6.

Stations :

Grotte de Payssa, Salsein, Castillon-en-Couserans, Ariège, 7 exemplaires (élevages du Laboratoire de Moulis), 8-IV-1968 (station de l'holotype).

Grotte de Tourtouse, Tourtouse, Sainte-Croix-de-Volvestre, Ariège, 4 exemplaires (élevages du Laboratoire de Moulis), 8-IV-1968.

Types:

L'holotype, monté sur lame, et quelques paratypes sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les autres paratypes se trouvent au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse et au Musée Zoologique de l'Université de Coimbra.

RÉSUMÉ

Cet article comprend la désignation d'un lectotype et la redescription de *Pseudosinella duodecimocellata*, la redescription de *Pseudosinella duodecimoculata* et la diagnose différentielle de deux espèces nouvelles de ce groupe, *Ps. superduodecima* n. sp. et *Ps. subduodecima* n. sp. La position phylogénétique de toutes ces espèces est également considérée.

ZUSAMMENFASSUNG

In dieser Arbeit wird für *Pseudosinella duodecimocellata* eine Wiederbeschreibung und Designierung eines Lectotypus, ferner für *Pseudosinella duodeci-*

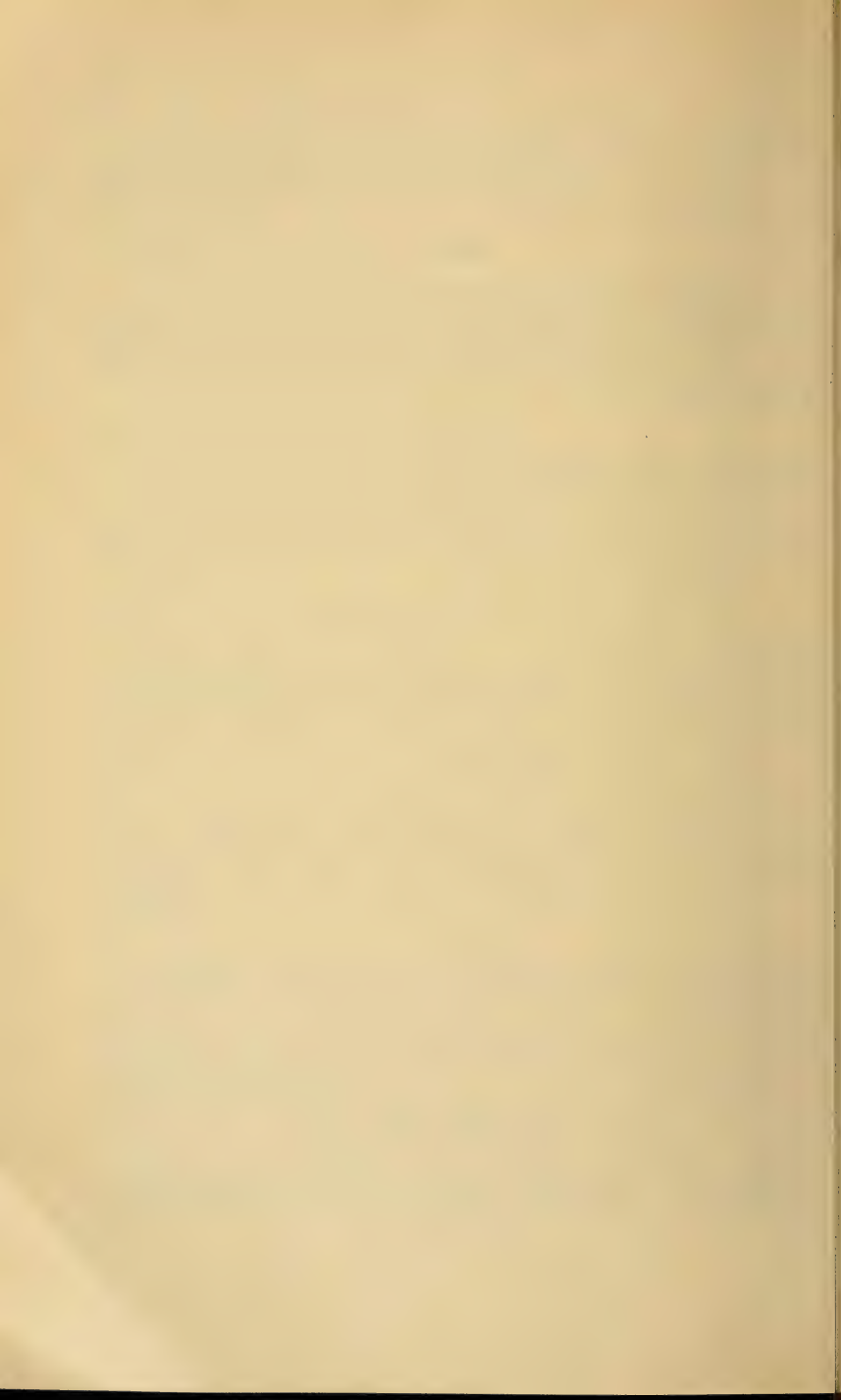
modulata eine Wiederbeschreibung sowie die Differentialdiagnose für zwei neue Arten dieser Gruppe, nämlich *Ps. superduodecima* n. sp. und *Ps. subduodecima* n. sp. gegeben. Die phylogenetische Stellung all dieser Arten wird ebenfalls behandelt.

SUMMARY

This article contains the designation of a lectotype and the redescription of *Pseudosinella duodecimocellata*, the redescription of *Pseudosinella duodecimoculata*, and the differential diagnosis of two new species of this group, *Ps. superduodecima* n. sp. and *Ps. subduodecima* n. sp. The phylogenetic position of all these species is considered too.

BIBLIOGRAPHIE

- BONET, F. 1931. *Estudios sobre Colémbolos cavernícolas con especial referencia a los de la fauna española*. Mem. Soc. esp. Hist. nat. 14:231-403.
- DENIS, J. R. 1931. *Sur la Faune italienne des Collemboles, IV. Note préliminaire. Collemboles récoltés dans les grottes d'Italie par Monsieur L. Boldori*. Mem. Soc. entomol. ital. 10: 80-85.
- 1936. *Collemboles récoltés en Yougoslavie et en Macédoine grecque par M. Paul Remy en 1930*. Ann. Soc. ent. Fr. 105:263-277.
- 1938. *Collemboles d'Italie principalement cavernicoles*. Boll. Soc. adriat. Sci. nat. Trieste 36:95-165.
- GISIN, H. 1964. *Synthetische Theorie der Systematik*. Z. zool. Syst. Evol.forsch. 2:1-17.
- 1965. *Nouvelles notes taxonomiques sur les Lepidocyrtus*. Rev. Ecol. Biol. Sol 2:519-524.
- 1966. *Signification des modalités de l'évolution pour la théorie de la systématique*. Z. zool. Syst. Evol.forsch. 4:1-12.
- 1967. *La systématique idéale*. Z. zool. Syst. Evol.forsch. 5:111-128.
- 1967a. *Deux Lepidocyrtus nouveaux pour l'Espagne*. Eos 42:393-396.
- 1967b. *Espèces nouvelles et lignées évolutives de Pseudosinella endogés*. Mem. Est. Mus. zool. Univ. Coimbra 301:1-21.
- GISIN, H. et M. M. da GAMA, 1969. *Espèces nouvelles de Pseudosinella cavernicoles*. Rev. suisse Zool. 76:143-181.
- 1969a. *Deux espèces nouvelles de Pseudosinella cavernicoles*. Rev. suisse Zool. 76:289-295.
- 1970. *Pseudosinella cavernicoles de France*. Rev. suisse Zool. 77: 161-188.
- HANDSCHIN, E. 1928. *Höhlencollembolen aus Bulgarien*. Mitt. K. naturw. Inst. Sofia 1:17-27.
- JEANNEL, R. et E. G. Racovitza, 1910. *Énumération des grottes visitées 1908-1909 (troisième série)*. Biospeologica XVI. Arch. Zool. exp. gén. 5^e série, 5:67-185.
- 1912. *Énumération des grottes visitées 1909-1911 (quatrième série)*. Biospeologica XXIV. Arch. Zool. exp. gén. 5^e série, 9:501-667.
- 1914. *Énumération des grottes visitées 1911-1913 (cinquième série)*. Biospeologica XXXIII. Arch. Zool. exp. gén. 53:325-558.
- 1929. *Énumération des grottes visitées 1918-1927 (septième série)*. Biospeologica LIV. Arch. Zool. exp. gén. 68:293-608.



Platanista gangetica, a dolphin that swims on its side

by

G. PILLERI

Hirnanatomisches Institut der Universität Bern
(Tierpsychologisches Laboratorium)

With 6 figures

In the autumn/winter of 1969 we undertook an expedition to West Pakistan (Indus) and Assam (Brahmaputra), the aim of which was to investigate the ethology of *Platanista gangetica* and to collect samples from this interesting species of dolphin for comparative anatomical researches. It was possible to observe dolphins for several weeks in both regions. Some animals were captured and put into a small natural pool near the Indus (Main River) where they were observed day and night. Finally, two *Platanista* (♂ and ♀) were transported from the Indus to Berne. These animals have been living in the dolphinarium of the Institute since 27.12.1969 (PILLERI, 1970 a).

When observing the dolphins in the muddy water of the Indus and Brahmaputra rivers we were of the impression that this species swims on its side. This observation (fig. 1) has now been confirmed in the clear water of the dolphinarium. The dolphins swim on their right or left side, but mainly on the right and only occasionally on the left (fig. 2). In the basin of the institute they often swim together, the ♂ slightly above the ♀, or vice versa, in a circle round the edge of the basin (fig. 3). The ♀ frequently swims on the left side of the basin while the ♂ swims on the right, both describing symmetrical circles towards each other (fig. 4). In preparation to blowing, the animal turns 90° rounds its own body axis and surfaces with its body in a straight line (fig. 5). Exhalation generally begins prior to the audible "bläst", as soon as the snout comes into contact with the air (fig. 6 a-c).

The dolphins also swim on their side when catching fish. They advance with one flipper nearly touching the bottom of the basin and the other pointed towards

the surface, and open their jaws wide as soon as fish are in the vicinity. The fish are caught in a sort of pincer movement by the snout, pushed into the corner of the mouth and swallowed head first.

The catching of fish often gives rise to an animated chase, but occasionally the fish are caught with the snout nearer the surface when the dolphin is lying in a straight line prior to blowing. This behaviour has been repeatedly observed both in the captured dolphins and in the dolphins kept in the natural pool of the Indus.

The few observations published to date on the behaviour of *Platanista gangetica* were made by John ANDERSON (1878). PILLERI (1970 *b*) published the

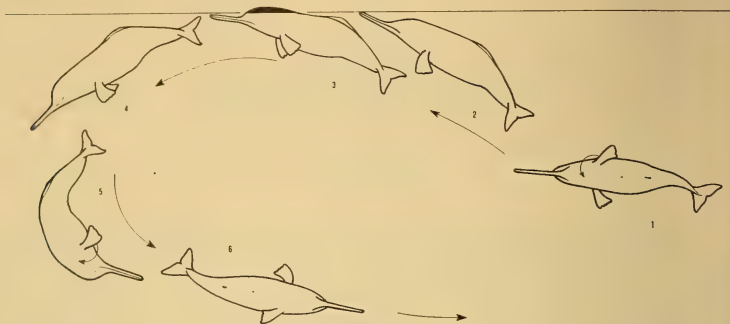


FIG. 5.

Swimming behaviour of *Platanista gangetica* (semi-schematic).

results of some observations made in 1967 on animals of the Lower Brahmaputra, but did not discuss swimming on the side. ANDERSON kept a small dolphin in captivity for 10 days near his house in Calcutta, and although his report is particularly comprehensive and accurate, it contains no reference to swimming on the side. The Amazon dolphin, *Inia geoffrensis* investigated by us in Bolivian Rivers and also in captivity does not, as a rule, swim on its side (PILLERI, 1969). In shallow water, however, the Amazon dolphin turns on its side and advances splashing along the muddy bottom. This behaviour has been described by us as "tumbling in shallow water"; it has not been observed in animals kept in captivity in basins of conventional design. The observations of HERALD *et al.* (1969) are of limited value, as they are based on moribund animals kept alive in captivity by forced feeding.

SUMMARY

Whether at liberty or in captivity, the Indian river dolphin usually swims on its side. This position is retained when catching fish and when swimming in

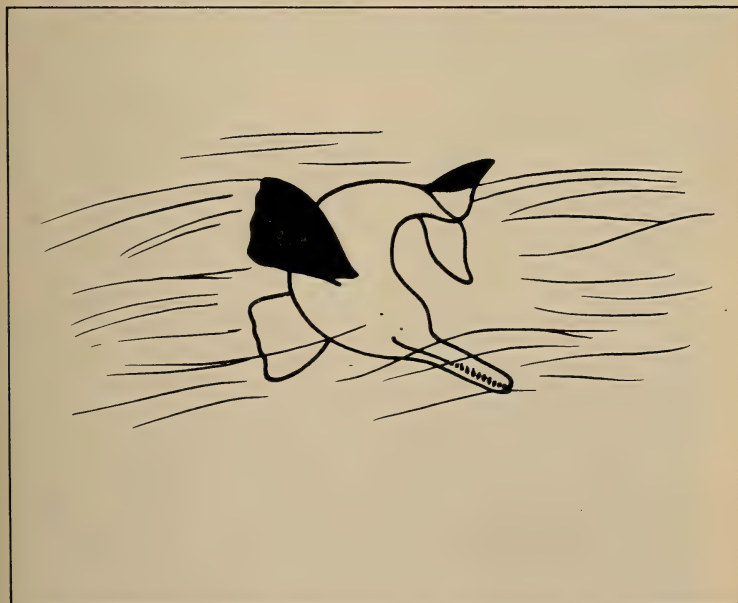


FIG. 1.

Platanista gangetica swimming on its side in shallow water of the Indus River.



FIG. 2. *Platanista gangetica* swimming on its side in the basin.

FIG. 3. ♂ and ♀ swimming together in parallel formation, the female slightly above the male.

FIG. 4. ♂ and ♀ swimming on their side in symmetrical circles.

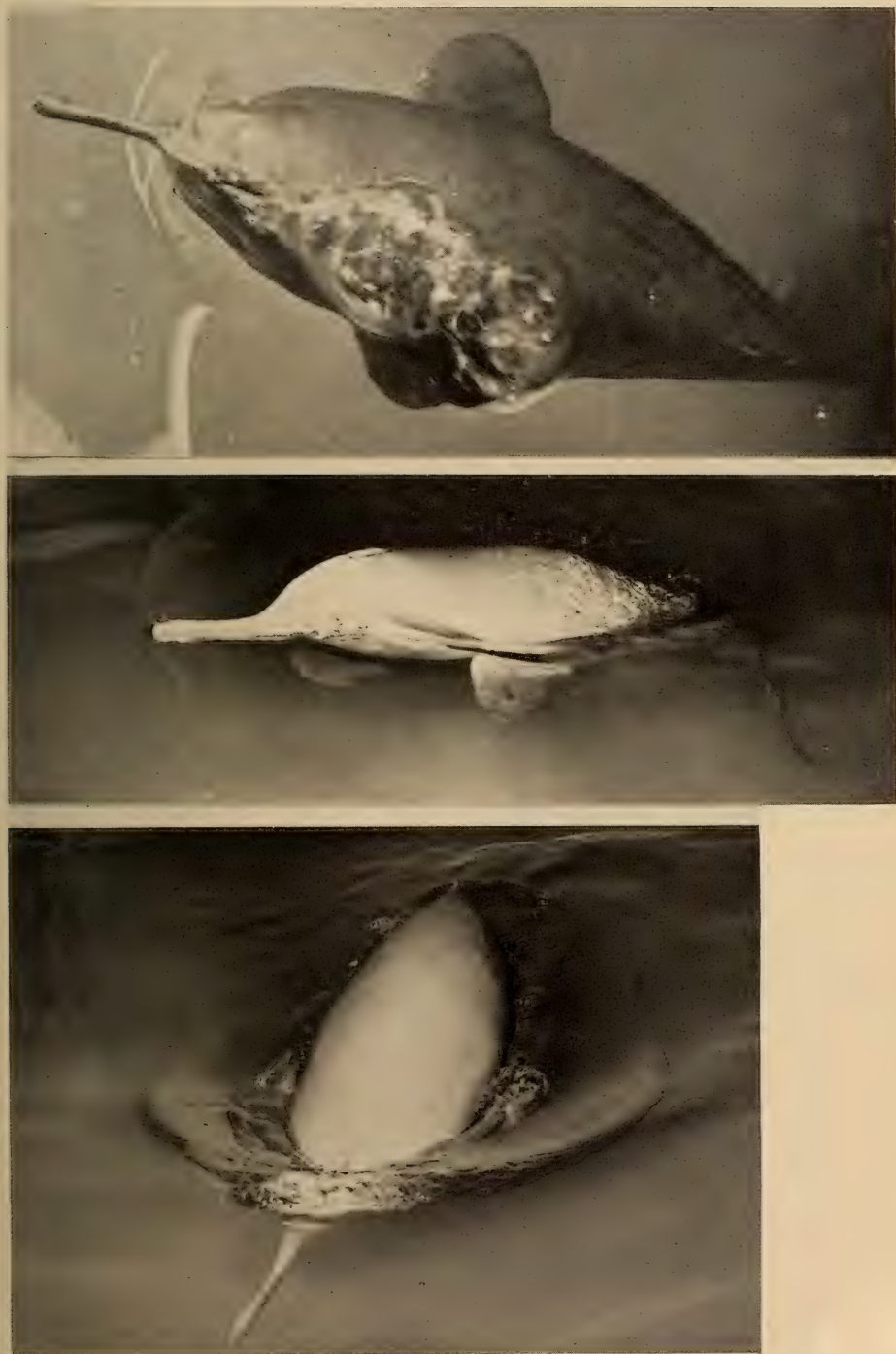


FIG. 6.

Platanista gangetica blowing (5 a : photographed from above).



shallow water. In preparation for breathing, this dolphin rolls 90° round its own body axis, then presents its blowhole to the surface of the water, keeping its body in the vertical position observed in all other dolphins.

ZUSAMMENFASSUNG

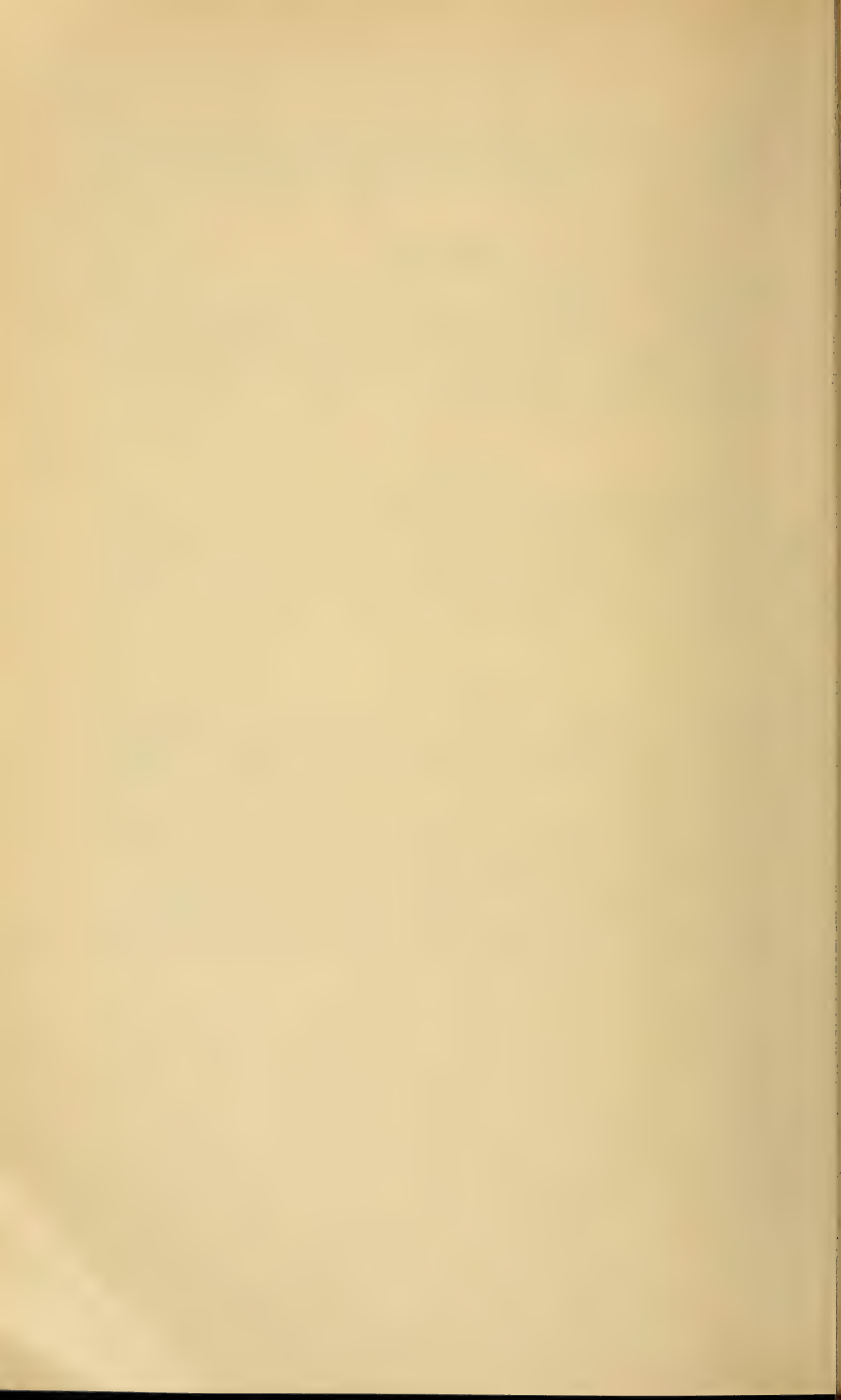
Sowohl im natürlichen Milieu als auch in Gefangenschaft schwimmt *Platanista gangetica* vorwiegend auf der Seite. Diese Lage wird auch beim Erbeuten der Fische und im seichten Wasser beibehalten. Zum Blasen dreht sich der Delphin um 90° und kommt mit dem Blasloch auf die Wasseroberfläche bei gerader Körperhaltung wie die anderen Delphinarten.

RÉSUMÉ

Le dauphin *Platanista gangetica* nage d'habitude sur le flanc, aussi bien dans son milieu naturel qu'en captivité. Cette position est maintenue aussi pour la capture des poissons et dans les eaux peu profondes. Pour respirer, ce dauphin se tourne de 90° et présente l'ouverture de son évent à la surface de l'eau, le corps étant vertical, comme les autres espèces de dauphins.

LITERATURE

- ANDERSON, J. 1878. *Anatomical and Zoological Researches comprising an Account of the two Expeditions to Western Yunnan in 1868 and 1875 ; and a Monograph of the two Cetaceans Genera Platanista and Orcella*. Quaritch, London.
- HERALD, E. S. *et al.* 1969. *Platanista gangetica*, first side swimming cetacean. *Science*. 166: 1408.
- PILLERI, G. 1970a. *On the capture and transport to Switzerland of two live Platanista gangetica from the Indus River*. In: *Investigations on Cetacea*, vol. II, ed. by G. PILLERI, Berne (in the press).
- 1970b. *Beobachtungen über Habitat und Verhalten von Platanista gangetica in Ostbengalen und Indien*. *Atti Mus. Storia Naturale, Trieste* (in the press).
- 1969. *On the Behaviour of the Amazon Dolphin, Inia geoffrensis, in Beni (Bolivia)*. *Rev. suisse Zool.* 76: 57-75.
-



A list of Chrysomelidae collected by Dr. W. Wittmer in Turkey (*Coleoptera*)

by

L. N. MEDVEDEV

Laboratory of Biogeocenology, Moscow

With 1 figure

Dr. Cl. Besuchet has amiably forwarded to me a little collection of undetermined Chrysomelidae from Turkey. This material, including 83 species was collected mostly by Dr. W. Wittmer and partly by Dr. Cl. Besuchet. It includes one new subspecies and about 20 species not registered earlier for this region. The holotype of a new subspecies is in the Museum of Natural History in Geneva.

The main material was collected in northern and south-eastern Turkey. Localities may be arranged in geographical regions and administrative districts (illars) in following way.

NORTH-WEST TURKEY

Istanbul: Forest of Belgrade near Istanbul; Taşdelen near Üsküdar.

Bursa: Kaynarca near Iznik.

Bolu: Akçakoca; Düzce; Bakacak; Elmalik; Bolu; Yeniçağa.

Ankara: National parc of Soguksu.

NORTH TURKEY

Samsun: Bafra; Samsun; Kavak; Çarsamba.

Amasia: Amasia; Ezinepazari.

Tokat: Turhal; Tokat; Almus.

Ordu: Tekkiraz.

NORTH-EAST TURKEY

Giresun: Keşap; Esbiye; Görele.
Trabzon: Vakfikebir; Mataraci.
Rize: Yol Üstü near Rize.
Artvin: Findikli; Arhavi; Hopa; Artvin.
Erzurum: Tortum; Erzurum.

SOUTH-EAST TURKEY

Mersin: Silifke; Kanlıdivane; Erdemli; Mersin; Tarsus.
Adana: Karaisali; Adana; Misis; Kozan; Kadirli; Karatepe.
Antakya: Urabat near Dört Yol; Madenli; Sogukoluk.
Adiyaman: Gölbaşı.

1. *Donacia impressa* F.

Bolu, 1450 m., 25.V.1967.

2. *Plateumaris sericea* L.

Elmalik near Bolu, 950m, 25.V.1967.

3. *Orsodacne lineola* Panz.

National park of Soguksu, 1000 m., 24.V.1967.
South-East Turkey, V.1967.

4. *Crioceris duodecimpunctata* L.

Samsun, 19.V.1967.

5. *Lema melanopus* L.

Misis, 27.IV.1967.

6. *Labidostomis rufa* Waltl.

Between Amasia and Ezinepazari, 22.V.1967.

7. *Labidostomis propinqua* Fald.

Elmalik near Bolu, 950 m., 25.V.1967.
Between Bolu and Yeniçaga, 1000 m., 24.V.1967.
Between Samsun and Kavak, 20.V.1967.

8. *Lachnaia sexpunctata* Scop.

Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.

9. *Smaragdina limbata* Stev.

Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.
Samsun, 19.V.1967.
Between Samsun and Kavak, 20.V.1967.
Ezinepazari, 21.V.1967.
Between Amasia and Ezinepazari, 22.V.1967.
Karatepe, 3.V.1967.
30 km. S. Gölbaşı, 900 m., 10.V.1967.

10. *Smaragdina scutellaris* Lef.

30 km. S. Gölbaşı, 900 m., 10.V.1967.
This species was known from Syria and Lebanon.

11. *Smaragdina hypocrita* Lac.

Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.
National park of Soguksu, 1000 m., 24.V.1967.
Samsun, 19.V.1967.
Between Samsun and Kavak, 20.V.1967.
Between Tokat and Almus, 1200 m., 21.V.1967.

12. *Smaragdina tibialis* Brul.

Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.
Between Bolu and Yeniçaga, 1000 m., 24.V.1967.
National park of Soguksu, 1000 m., 24.V.1967.

13. *Smaragdina cyanea* F.

Istanbul, Forêt de Belgrade, 30.V.1967.
Between Elmalik and Bakacak, 850 m., 26.V.1967.
National park of Soguksu, 1000 m., 24.V.1967.
Between Amasia and Ezinepazari, 22.V.1967.
This very abundant european species was not recorded for Turkey.

14. *Smaragdina graeca* Lef.

Between Amasia and Ezinepazari, 22.V.1967.
Mersin, 22.IV.1967.
Urabat, 6.V.1967.
Species was known from Greece.

15. *Smaragdina xanthaspis* Germ.

Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.
Firstly recorded for Turkey.

16. *Smaragdina judaica* Lef.
Vicinity of Kozan, 300 m., 5.V.1967.
Species was known from Syria.
17. *Cryptocephalus prusias* Sffr.
Between Amasia and Ezinepazari, 22.V.1967.
18. *Cryptocephalus bipunctatus* L.
Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.
Between Elmalik and Bakacak, 26.V.1967.
Between Amasia and Ezinepazari, 22.V.1967.
19. *Cryptocephalus möhringi* Wse .
Between Amasia and Ezinepazari, 22.V.1967.
Ezinepazari, 22.V.1967, C. Besuchet leg.
20. *Cryptocephalus flavipes* F.
Taşdelen, 28.V.1967.
Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.
Between Bolu and Yeniçaga, 1000 m., 24.V.1967.
Between Elmalik and Bakacak, 850 m., 26.V.1967.
Bafra, 19.V.1967.
Vakfikebir, 17.V.1967.
Mataraci, 16.V.1967.
21. *Cryptocephalus signatifrons* Sffr.
Taşdelen, 28.V.1967.
Species was known from Southern Europe.
22. *Cryptocephalus turcicus* Sffr.
Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.
National park of Soguksu, 1000 m., 24.V.1967.
Mataraci, 16.V.1967.
23. *Cryptocephalus labiatus* L.
Taşdelen, 28.V.1967.
Species was not recorded for Turkey.
24. *Cryptocephalus rufipes* Gze.
Istanbul, 4.VI.1967, C. Besuchet leg.
Firstly recorded from Turkey.

25. *Cryptocephalus chrysopus* Gmel.
Between Samsun and Kavak, 20.V.1967.
Species was not recorded for Turkey.
26. *Cryptocephalus exiguus* Schneid.
Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.
Species was not recorded for Turkey.
27. *Cryptocephalus macellus* Sffr.
Taşdelen, 28.V.1967.
Istanbul, Forêt de Belgrade, 30.V.1967.
Samsun, 19.V.1967.
Between Turhal and Ezinepazari, 21.V.1967.
Between Amasia and Ezinepazari, 22.V.1967.
Madenli, 8.V.1967.
Urabat, 6.V.1967.
Species was known from Southern Europe.
28. *Cryptocephalus* sp. prope *macellus* Sffr.
Kanlıdivane, 24.IV.1967, 1 ♀.
29. *Pachybrachis tessellatus orientalis* Wse.
Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.
National park of Soguksu, 1000 m., 24.V.1967.
30. *Pachybrachis limbatus* Men.
Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.
Between Bolu and Yeniçaga, 1000 m., 24.V.1967.
National park of Soguksu, 1000 m., 24.V.1967.
Between Samsun and Kavak, 20.V.1967.
30 km. S. Gölbaşı, 900 m., 10.V.1967.
31. *Pachnephorus villosus* Duft.
Vicinity of Samsun, 19.V.1967.
Çarsamba, 18.V.1967.
Kadirli, 3.V.1967.
Tarsus, 1.V.1967.
Misis, 27.IV.1967.
32. *Chrysolina herbacea* Duft.
Between Düzce and Akçakoca, 400 m., 26.V.1967.
Vakfikebir, 17.VI.1957.

33. *Chrysolina coerulans* Scriba.
Between Erzurum and Tortum, 2000 m., 12.V.1967, C.Besuchet leg.
34. *Chrysolina didymata* Scriba.
Kadirli, Karatepe, 28.IV.1967.
35. *Chrysolina sahlbergi* Men.
Tekkiraz, 18.V.1967.
South-east Turkey, V.1967.
36. *Chrysolina halysa* Bech.
24 km. N. Kozan, 600 m., 5.V.1967.
This species may be possibly only a local race of preceeding species.
37. *Gonioctena fornicata* Brüg.
Kadirli, Karatepe, 28.IV.1967.
Adana, 2.V.1967.
This species was not registered for Turkey. *Gonioctena rossolus* Frm. from Taurus is a new synonym of *G. fornicata* Brüg.
38. *Neophaedon pyritosus* Rossi.
Maçka, 16.V.1967.
Çarsamba, 18.V.1967.
Species was not recorded for Turkey.
39. *Galerucella luteola* Müll.
Çarsamba, 18.V.1967.
South-east Turkey, V.1967.
40. *Galerucella lineola* F.
South-east Turkey, V.1967.
41. *Galerucella calvariensis* L.
Elmalik near Bolu, 950 m., 25.V.1967.
Firstly recorded for Turkey.
42. *Lochmaea crataegi* Forst.
Elmalik near Bolu, 950 m., 25.V.1967.
43. *Exosoma thoracicum* Redt.
Adana, 2.V.1967.

44. *Agelastica alni* L.

Between Hopa and Arhavi, 14.V.1967.

Species was not recorded for Turkey.

45. *Luperus atrocephalus* Rtt.

Urabat, 6.V.1967.

Madenli, 8.V.1967.

46. *Luperus rectangulus* Ws.

30 km. S. Gölbaşı, 900 m., 10.V.1967.

47. *Luperus discolor* Fald.

Taşdelen, 28.V.1967.

Bafra, 19.V.1967.

Between Samsun and Kavak, 20.V.1967.

All these specimens have darkened basal halves of femora and seem to be transitional between *L. discolor* Fald. and *L. cyanipennis* Küst. Species is firstly recorded for Turkey.

48. *Luperus flavipes* L.

Artvin, 650 m., 13.V.1967.

The only female may be determined as this species, which is rather boreal and was not recorded for Turkey and Transcaucasus. Specimens of *L. caucasicus* Ws. from Transcaucasus are rather similar with *L. flavipes* L., but specimen in question is without any doubt not *L. caucasicus* Ws., because except flavous tibiae it has distinctly transverse prothorax (1,7 times as broad as long).

49. *Phyllotreta ochripes* Curt.

Görele, 17.V.1967.

50. *Phyllotreta erysimi* Ws.

Between Samsun and Kavak, 20.V.1967.

Vakfikebir, 17.V.1967.

51. *Phyllotreta atra* F.

Between Elmalik and Bakacak, 850 m., 26.V.1967.

Mataraci, 16.V.1967.

South-east Turkey, V.1967.

52. *Phyllotreta cruciferae* Gze.

Between Elmalik and Bakacak, 850 m., 26.V.1967.

Between Turhal and Ezinepazari, 21.V.1967.

53. *Phyllotreta corrugata* Rche.
Adana, 2.V.1967.
Karaisali, 29.IV.1967.
Sogukoluk near Iskenderum, 9.V.1967.
54. *Aphthona flaviceps* All.
Mersin, 22.IV.1967.
Vicinity of Kozan, 300 m., 5.V.1967.
55. *Aphthona semicyanea* All.
Between Samsun and Kavak, 20.V.1967.
56. *Aphthona pygmaea* Kutsch.
Adapazari, 28.V.1967.
57. *Longitarsus anchusae* Payk.
Karaisali, 29.IV.1967.
Species was not recorded for Turkey.
58. *Longitarsus obliteratus* Ros.
Adana, 2.V.1967.
Sogukoluk near Iskenderum, 9.V.1967.
59. *Longitarsus linnei* Duft.
Vicinity of Kozan, 300 m., 5.V.1967.
60. *Longitarsus ballotae* Marsh.
South-east Turkey, V.1967.
61. *Longitarsus pellucidus* Fdr.
Between Amasia and Ezinepazari, 22.V.1967.
Between Tokat and Almus, 1200 m., 21.V.1967.
62. *Epithrix intermedia* Fdr.
Bafra, 19.V.1967.
Esbiye, Keşap, 17.V.1967.
63. *Crepidodera crassicornis* Fald.
Çarsamba, 18.V.1967.
Firstly recorded for Turkey.
64. *Chalcoides fulvicornis* F.
Bafra, 19.V.1967.

65. *Derocrepis serbica serbica* Kutsch.

Between Tokat and Almus, 1200 m., 21.V.1967.

66. *Hermaphysa ruficollis* Luc.

Karaisali, 29.IV.1967.

Urabat, 6.V.1967.

67. *Batophila fallax* Wse.

Elmalik near Bolu, 25.V.1967.

Bafra, 19.V.1967.

Between Samsun and Kavak, 20.V.1967.

Tekkiraz, 18.V.1967.

Görele, 17.V.1967.

Mataraci, 16.V.1967.

Findikli, 14.V.1967.

Between Hopa and Arhavi, 14.V.1967.

68. *Mniophila muscorum turcica* n. ssp.

Upperside dark aeneous, underside piceous black, antennae and legs flavous. Head, including frontal carina, finely shagreened and with few small and shallow punctures. Prothorax nitid, indistinctly wrinkled, without punctures. Elytra nitid, with quite confused shallow punctures and indistinctly wrinkled interstices. Aedeagus strongly curved in lateral view, almost parallel, with narrowly rounded apex (fig. 1). Length of body 1.2 — 1.5 mm.

This form differs from typical form as well as from var. *wroblewskii* Wank., in having quite confused punctures, that are regular in typical form and subseriate in var. *wroblewskii* Wank. From *M. muscorum bosnica* Apf. with quite confused elytral punctures new subspecies differs in having distinct metallic gloss of upperside and impunctured prothorax.

Rize: Between Yol-Üstü and Rize, 600 m.,

15.V.1967, C. Besuchet leg., holotype (male) and 10 paratypes.

Artvin: Hopa-Arhavi, 14.V.1967, C. Besuchet leg., 3 paratypes.

69. *Haltica brevicollis* Fdr.

Between Tokat and Almus, 1200 m., 21.V.1967.

Yol-Üstü, 600 m., 15.V.1967.

Gölbaşı, 900 m., 10.V.1967.



FIG. 1

Mniophila muscorum turcica n. ssp.

a. Aedeagus, ventral view.

b. Id., lateral view.

70. *Podagrica malvae* Ill.
Silifke, 21.IV.1967.
South-east Turkey, V.1967.
71. *Chaetocnema tibialis* Ill.
Bafra, 19.V.1967.
72. *Chaetocnema concinna* Mrsh.
Between Turhal and Ezinepazari, 21.V.1967.
Çarsamba, 18.V.1967.
73. *Chaetocnema chlorophana* Duft.
Misis, 27.IV.1967.
74. *Chaetocnema major* Duv.
Misis, 27.IV.1967.
75. *Chaetocnema coyei* All.
Gölbasi, 900 m., 10.V.1967.
South-east Turkey, V.1967.
76. *Dibolia metallica* Motsch.
Adana, 2.V.1967.
77. *Psylliodes cyanoptera* Ill.
Bafra, 19.V.1967.
78. *Psylliodes chrysocephala* L.
Kanaldivane, Erdemli, 24.IV.1967.
Urabat, 6.V.1967.
79. *Psylliodes chalcomera* Ill.
Adana, 2.V.1967.
80. *Psylliodes cuprea* Koch.
Between Samsun and Kavak, 20.V.1967.
Vakfikebir, 17.V.1967.
Silifke, 21.IV.1967.
Kanaldivane, Erdemli, 24.IV.1967.
Misis, 27.IV.1967.

81. *Psylliodes inflata* Rche.

Kanlidivane, Erdemli, 24.IV.1967.

Tarsus, 1.V.1967.

Adana, 2.V.1967.

Misis, 27.IV.1967.

82. *Hispella atra* L.

Kanlidivane, Erdemli, 24.IV.1967.

83. *Hypocassida subferruginea* Schrnk.

Between Düzce and Akçakoca, 400 m., 26.V.1967.

Kaynarca near Iznik, 27.V.1967.

Bafra, 19.V.1967.

South-east Turkey, V.1967.



Emesinae des grottes de Ceylan (*Hem. Heter. Reduviidae*)

par

A. VILLIERS

Laboratoire d'Entomologie
Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris

Avec 9 figures dans le texte

Au cours de leur récent voyage à Ceylan, MM. P. Strinati et V. Aellen ont exploré diverses grottes dans lesquelles ils ont récolté plusieurs espèces d'*Emesinae*, dont deux sont nouvelles.

On sait qu'un bon nombre d'*Emesinae*, sans être de vrais cavernicoles, sont des troglophiles caractérisés. C'est ainsi que des espèces de certains genres, tels que *Bagauda* BERGROTH, *Lhostella* VILLIERS, *Myiophanes* REUTER sont régulièrement rencontrés dans le milieu souterrain, tant en Afrique qu'en Indo-malaisie.

Dans cette dernière région les espèces cavernicoles suivantes ont été citées:

Bagauda cavernicola PAIVA. — Assam.

Bagauda lucifugus MCATEE et MALLOCH. — Malaysia: Batu Cave.

Myiophanes kempi CHINA. — Assam.

Myiophanes fluitaria MCATEE et MALLOCH. — Sumatra; Malaysia: Batu Cave.

Tribu: EMESINI AMYOT et SERVILLE

Myiophanes greeni DISTANT

Myiophanes greeni DISTANT, 1904, *Fauna Brit. India, Rhynchota II*, p. 205, fig. 143; holotype: Ceylan, Puttalam (British Museum).

Myiophanes greeni WYGODZINSKY, 1966, *Bull. Am. Mus. nat. Hist.*, **133**, p. 271, 273.

CEYLAN: Grotte de Rawanaella, près d'Ella, 16.I.1970, deux larves. — Espèce normalement capturée hors du milieu souterrain.

Tribu: LEISTARCHINI

Bagauda strinatii, n. sp.

Longueur: 11,5 mm — Figures 1 à 5.

Tête brune, le sommet du lobe antérieur, les tubercules antennifères, la dépression séparant les deux lobes, le cou et la majeure partie de la face ventrale blanchâtres. Antennes brunes.

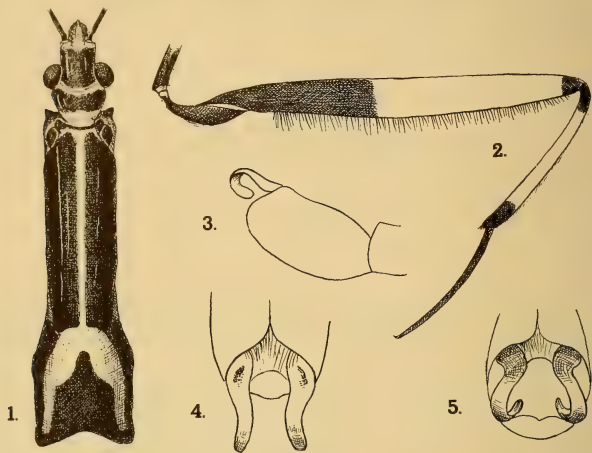


FIG. 1 à 5

Bagauda strinatii, n. sp. holotype ♂. 1, avant-corps, vue dorsale; 2, fémur, tibia et tarses antérieurs; 3, pygophore vu de profil; 4, extrémité du pygophore, vue dorsale; 5, *idem*, vue par l'apex.

Pronotum brun, le lobe antérieur avec une étroite bande longitudinale médiane blanchâtre, le lobe postérieur blanchâtre avec les côtés et la base brune, cette coloration s'étendent en avant sur la ligne médiane. Elytres variés de brun et de blanchâtre. Hanches antérieures jaunâtres à la base puis d'un brun devenant de plus en plus foncé vers l'apex. Trochanters antérieurs bruns. Fémurs antérieurs bruns sur les deux cinquièmes basilaires et à l'apex, le reste blanc. Tibias antérieurs bruns à la base et à l'apex, le reste d'un blanc d'ivoire. Tarses antérieurs bruns. Pattes intermédiaires et postérieures brunes, les genoux largement d'un blanc pur, l'apex des tibias intermédiaires jaunâtre, la moitié apicale des tibias postérieurs blanche, l'apex et les tarses jaunâtres. Poitrine blanche, abdomen brun.

Lobe antérieur de la tête très convexe, l'espace interoculaire plus de deux fois plus large qu'un œil vu de dessus. Lobe postérieur, sans le cou, deux fois plus

large que long. Deuxième article du rostre dépassant un peu, en arrière, le niveau du bord postérieur de l'œil.

Lobe antérieur du pronotum à côtés subparallèles, deux fois deux tiers plus long que large; lobe postérieur une fois un tiers plus long que large, à surface rugueuse et base fortement échancrée. Fémur antérieur dix fois plus long que large, les épines du bord ventral plus longues à la base qu'à l'apex. Tibia antérieur un peu plus long que la moitié du fémur et une fois un tiers plus long que le tarse.

Mâle : Pygophore sans apophyse au bord ventral. Paramères aplatis à la base, courbés en crochet vers le bas.

CEYLAN: Grotte de Stripura, près de Kuruwita, 22.I.1970, holotype ♂ au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

***Bagauda aelleni*, n. sp.**

Longueur: 9 mm. — Figures 6 à 9.

Tête brune, le sommet du lobe antérieur, la dépression séparant les deux lobes et la base du cou jaunâtres.

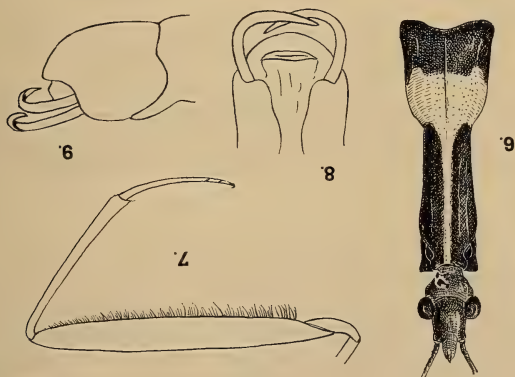


FIG. 6 à 9

Bagauda aelleni, n. sp., holotype ♂. 6, avant-corps, vue dorsale; 7, fémur, tibia et tarses antérieurs; 8, extrémité du pygophore, vue dorsale; 9, pygophore vu de profil.

Pronotum brun avec une bande longitudinale médiane sur le lobe antérieur et la moitié antérieure du lobe postérieur testacées. Elytres bruns et jaunâtres. Pattes antérieures brunes avec le devant de la base des hanches et l'apex des tarses jaunâtres. Pattes intermédiaires et postérieures brunes avec la base des hanches, les genoux et la moitié apicale des tibias jaunâtres.

Lobe antérieur de la tête assez court, très convexe, l'espace interoculaire deux fois plus large qu'un œil vu de dessus. Lobe postérieur, sans le cou, deux fois plus large que long. Deuxième article du rostre dépassant très légèrement le niveau du bord postérieur des yeux.

Lobe antérieur du pronotum plus large en avant qu'à la base, deux fois et demie plus long que large dans sa plus grande largeur. Lobe postérieur aussi long que large à la base, portant une carène longitudinale médiane, qui se poursuit sur la base du lobe antérieur, et une ponctuation superficielle peu dense; base fortement échancrée.

Hanches antérieures un peu plus courtes que le pronotum. Fémurs antérieurs neuf fois plus longs que larges, nettement plus longs que le pronotum, avec les épines du bord inférieur plus longues à la base qu'à l'apex; tibia antérieur à peu près égal aux deux tiers du fémur; tarse antérieur égal aux deux tiers du tibia.

Mâle: Pygophore court et volumineux, dépourvu d'apophyse au bord ventral. Paramères longs et grêles, subhorizontaux, croisés à l'apex.

CEYLAN: grotte de Rawanaella, près d'Ella, 16.I.1970, holotype ♂ au Muséum d'Histoire naturelle de Genève, paratype au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris.

TABLEAU DES BAGAUDA INDO-MALAIS ¹

1. Fémurs intermédiaires et postérieurs blancs à l'apex	2
— Fémurs intermédiaires et postérieurs entièrement bruns (Philippines)	brunneus MCATEE-MALL.
2. Longueur: 14-16 mm	3
— Longueur: 9-13 mm	4
3. Partie basale du lobe antérieur du pronotum et moitié antérieure du lobe postérieur brun sombre, le reste du pronotum brun clair. Nervure émanant de l'apex de la cellule discale des hémélytres plus que de moitié plus longue que la cellule (Assam)	cavernicola PAIVA.
— Partie basale du lobe antérieur du pronotum et partie antérieure du lobe postérieur jaunâtres, le reste du pronotum brun sombre. Nervure émanant de l'apex de la cellule discale des hémélytres pas plus de moitié plus longue que la cellule (Malaisie)	lucifugus MCATEE-MALL.
4. Lobe antérieur du pronotum plus long que le lobe postérieur	6
— Lobe antérieur du pronotum pas sensiblement plus long que le lobe postérieur	5

¹ Adapté de WYGODZINSKY, 1966.

5. Pattes antérieures, pronotum et hémélytres avec une coloration comportant le contraste de teintes sombres et claires (Inde, Ceylan)
 **splendens** DIST.
 — Pattes antérieures, pronotum et hémélytres uniformément brunâtres (Inde) **avidus** BERGR.
6. Partie antérieure du lobe postérieur du pronotum et une bande médiane longitudinale sur le lobe antérieur blanchâtres, le reste brun 7
 — Lobe postérieur du pronotum brun, lobe antérieur avec, au quart postérieur, une tache blanchâtre plus ou moins large (Inde) . . . **similis** WYGOD.
7. Fémurs antérieurs uniformément bruns (Ceylan) **aelleni**, n. sp.
 — Fémurs antérieurs bruns sur les deux cinquièmes basilaires et à l'apex, le reste blanc (Ceylan) **strinatii**, n. sp.

Tribu: ORTHUNGINI VILLIERS

Lutevula hortensia (DISTANT)

Guithera hortensia DISTANT, 1906, *Ann. Mag. nat. Hist.*, ser. 7, **18**, p. 364; holotype: Ceylan, Peradeniya (British Museum).

Lutevula lutea BREDDIN, 1909, *Ann. Soc. ent. Belg.*, **53**, p. 303, fig. 26; holotype: Ceylan (Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde).

Guithera hortensia DISTANT, 1910, *Fauna of Brit. India, Rhynchota*, **5**, p. 177.
Guithera (Lutevula) hortensia WYGODZINSKY, 1966, *Bull. am. Mus. nat. Hist.*, **133**, p. 127, 128, fig. 33.

CEYLAN: Grotte d'Istripura près d'Hanguranketa, 19.I.1970.

OBSERVATIONS: Ainsi qu'on le voit ci-dessus, cette espèce n'a pas été trouvée exclusivement dans les grottes.

Lutevula BREDDIN diffère de *Guithera* DISTANT par le tarse antérieur plus court que le tibia (plus long chez *Guithera*), des caractères de nervation alaire et le type de coloration. Je le considère comme un bon genre et non un sous-genre, rejoignant ainsi DISPONS (*Ann. Soc. ent. Fr.*, n. s., 6 (1), 1970, p. 220 et 223).



Betrachtungen über die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Süsswasser-Krabben nach der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Genf/Schweiz

von

Richard BOTT

Frankfurt am Main

Mit 15 Abbildungen und 2 Karten

Die Bedeutung der Flusskrabben-Sammlung des Naturhistorischen Museums in Genf wurde durch H. DE SAUSSURE in der Mitte des vorigen Jahrhunderts begründet. Die Brüder P. und F. SARASIN führten diese Tradition durch ihre Reise nach Süd-Asien fort und bereicherten die Sammlung durch zahlreiche neue Arten, die von E. SCHENKEL bearbeitet worden sind. J. CARL brachte später aus Vorderindien weitere neue, wenig verbreitete Arten mit, die J. ROUX eingehend untersucht und beschrieben hat. Auch BEDOT und PICTET, neben zahlreichen anderen Freunden des Museums trugen zur Vermehrung der Sammlung bei. So liegt der Schwerpunkt der Sammlung heute auf süd-asiatischen Arten, wenn auch die übrigen Erdteile in typischen Vertretern, unter denen sich zahlreiche Typen befinden, vorhanden sind. Damit ergibt sich die willkommene Gelegenheit, die moderne Auffassung der Herkunft, Systematik und Verbreitung der Süsswasserkrabben der Erde an Hand der Sammlung darzustellen. Dr. Bernd HAUSER, Genf, verdanke ich die Möglichkeit, mich dieser Aufgabe unterziehen zu dürfen.

Nachdem lange Zeit die Flusskrabben unterschiedlichen Decapoden-Familien zugeteilt worden waren, hat erstmalig WOOD-MASON (1871) eine eigene Familie, die *Thelphusidae*, geschaffen. Ihm folgte ORTMANN (1893) zunächst mit der gleichen Bezeichnung, ersetzte sie aber kurze Zeit später (1897) durch

Potamonidæ (= *Potamidæ*: Opin. 712, Bull. zool. Nomencl., 21: 342), da er *Thelphusa* LATREILLE 1819 als jüngeres Synonym von *Potamon* SAVIGNY 1816 erkannte. ORTMANN unterschied weiterhin 4 Unterfamilien, 2 aus Amerika (*Potamocarcininae*, *Trichdactylinae*) und 2 aus Eurasien und Afrika (*Potamoninae* und *Deckeninae*). Die letzte ist eine abweichend gestaltete und nur aus 2 Arten bestehende Gruppe aus Ost-Afrika, deren Stellung unsicher ist und die deshalb in der vorliegenden Arbeit nur aus Gründen der Vollständigkeit erwähnt wird. RATHBUN (1904) schloss sich ORTMANN an, während BOUVIER (1917) nur vier Unterfamilien unterschied, da er die *Deckeninae* mit den *Potamoninae* vereinigte. Auch BALSS (1957) vertrat die gleiche Auffassung, während BOTT (1955) erstmalig die Flusskrabben der Erde nicht mehr in einer einzigen Familie unterbrachte, sondern drei getrennten Familien zuteilte (*Potamonidæ*, *Pseudothelphusidæ*, *Deckenidæ*) und damit den Gedanken einer unterschiedlichen Verwandtschaft den systematischen Betrachtungen hinzufügte.

Tatsächlich haben die Süßwasserkrabben neben ihrem bevorzugten Aufenthaltsort nur eine wesentliche Gemeinsamkeit: Die Brutpflege, und zwar bis zum adult gestalteten Jungtier. Dies ist eine Besonderheit, die nicht auf einen gemeinsamen Ursprung zurückzuführen, sondern als grundsätzliche Praeadaptation aufzufassen ist, ohne deren Vorhandensein ein Aufenthalt in nicht marinen Gewässern auf die Dauer nicht möglich gewesen wäre. Die Vermutung, dass diese Praeadaptation und damit die Einwanderung von Vorfahren ins Süßwasser mehrmals zu verschiedenen Zeiten und an unterschiedlichen Orten vor sich gegangen sein muss, lässt sich an zahlreichen habituellen und tiergeographischen Tatsachen zeigen. So sind die Gonopoden der amerikanischen Arten primär dreigliedrig und das 3. (letztes) Glied vermutlich durch Längverschmelzung von Endo- und Exopodit entstanden, die der eurasiatisch-Afrikanischen Formen dagegen primär viergliedrig, wobei 3. und 4. Glied durch Längseinrollung des Exopoditen hervorgegangen sind. Diese Feststellungen allein lassen einen gemeinsamen Vorfahren für die Süßwasserkrabben beider Verbreitungsgebiete nicht zu. Aber auch andere Merkmale der peripheren Gestalt weisen in der gleichen Richtung. Ein Stirnviereck findet sich nur bei amerikanischen, ein Stirndreieck nur bei asiatischen Arten. Bereits ALCOCK hatte festgestellt, dass der Mandibularpalpus bei *Potamon* ungeteilt, der von *Parathelphusa* gegabelt ist, dass die *Potamon*-Arten einen dreigliedrigen, die *Potamonautes*-Arten dagegen einen zweigliedrigen Mandibularpalpus haben. Aber auch die Form des Carapax kann Hinweise auf unterschiedliche Verwandtschaft geben, wenn diese auch vielfach durch die Lebensweise gestaltet ist und damit zu verwandtschaftlichen Fehlschlüssen führen kann, wobei allerdings die Gonopoden stets die zutreffende Entscheidung herbeiführen.

Neben den Merkmalen der peripheren Gestalt und der Gonopoden spricht aber auch die geographische Verbreitung für getrennte Entstehungsräume der

Süsswasserkrabben und damit für die Unterscheidung mehrerer Familien. Die Feststellung, dass sich die einzelnen Familien und Unterfamilien ausserdem in Grenzräumen überlappen, lässt erkennen, dass die Einwanderung mariner Vorfahren nicht nur an verschiedenen Orten der Erdoberfläche, sondern auch zu unterschiedlichen geologischen Zeiten vor sich gegangen ist. Im einzelnen ist die Verbreitung der einzelnen Familien in folgender Weise zusammen zu fassen.

In Amerika ist nur die Überfamilie der *Pseudothelphusoidea* anzutreffen, und zwar leben die Trichodactylidæ östlich der Anden, vornehmlich im Amazonas-Parana-Gebiet, die *Potamocarcinidæ* westlich der Anden bis nach Mittelamerika und die kleinen Antillen hinein. Die *Pseudothelphusidæ* besiedeln den Norden Mittelamerikas, treffen im schlanken Teil Mittelamerikas mit den *Potamocarcinidæ* zusammen und reichen in der Unterfamilie der *Epilobocerinae* bis auf die grossen Antillen.

In Asien ist die Überfamilie der *Parathelphusoidea* am weitesten verbreitet, von denen die *Gecarcinucidæ* von Westafrika über Vorderindien bis nach Borneo anzutreffen sind, die *Sundathelphusidæ* besonders zwischen Borneo und Australien die Inselwelt besiedeln, während die *Parathelphusidæ* den Raum um das Südchinesische Meer und den Golf von Bengalen bevorzugen. Die *Potamoidea* nehmen eine Sonderstellung innerhalb der asiatischen Süsswasserkrabben ein und sind mit den *Parathelphusoidea* nicht näher verwandt. In einem schmalen nördlichen Streifen sind sie von Süd-Europa über Persien Nord-Indien China bis nach Japan verbreitet und ausserdem in einigen Sonderformen auf den Sundainseln zu finden, wo sie mit den *Parathelphusoidea* zusammentreffen. Und schliesslich sind sie als *Potamonautidæ* über ganz Afrika südlich der Sahara verbreitet. Die Entstehung jeder dieser Familien ist auf eine eigene Besiedlungsperiode beschränkt, was aber nicht ausschliesst, dass innerhalb jeder Periode einzelne Gattungen auf eigene Besiedlungsschübe, die örtlich und zeitlich von einander getrennt waren, zurückgehen.

Die Einwanderung praeadaptierter mariner Vorfahren konnte nicht an jeder beliebigen Küste oder Flussmündung geschehen. Die besten Voraussetzungen boten Meeres-Regressionen, besonders wenn sie allmählig oder auch wiederholt, weiträumige, tief ins Land eingreifende Buchten zu Land werden liessen. Es entstand dabei auf längere Zeit ein sich vergrösserndes, feuchtes, mit Regenwald bestandenes Gebiet, wobei sich der Übergang von Meer zu Süsswasser allmählig vollzog und dadurch die Einwanderung mariner Vorfahren begünstigte.

Drei Stellen auf der Erdoberfläche sollen als Beispiele herausgegriffen werden, an denen der geschilderte Vorgang der Landentstehung nachgewiesen werden konnte, was aber nicht besagen soll, dass sie etwa die einzigen gewesen sein sollen. Vom Tertiär bis zum Ausgang des Pleistozän bestand in Süd-Amerika

eine tiefe Meeresbucht, die vom Karibischen Meer bis fast zum Atlantik reichte, diesen aber nicht erreichte. Die sich allmählich nach Westen zurückziehende Wasserbedeckung liess die marinen Vorfahren der *Trichodactylidae* in mehreren Abschnitten im Süsswasser zurück. Hieraus entstanden die zahlreichen Gattungen und Arten dieser Familie, die heute die Stromsysteme von Amazonas und Parana bewohnen. Ähnliche landschaftliche Verhältnisse waren etwa zur gleichen Zeit auch in Afrika vorhanden. Hier bestand eine sehr tief ist Land von Nordern her eingreifende Bucht, die bis in die Gegend des heutigen Ngami-Sees reichte. Im Zusammenhang mit dem Aussüßungs- und Verlandungsvorgang war sie der Ursprung der *Potamonautidae*. Das Südchinesische Meer war etwa zur gleichen Zeit eine flache Landschaft, die die Sundainseln mit dem Festland verband, vermutlich mit einer ähnlichen Ausdehnung des Landes im Bengalischen Golf und im Raum zwischen Borneo und Australien, die Geburtsstätten für die *Parathelphusidae*, die *Sundathelphusidae* und einem Teil der *Potamoidea*. Ähnliche Landschaften dürften auch im Karibischen Meer und im Golf von Mexiko vorhanden gewesen sein, dem die *Pseudothelphusidae* ihre Entstehung verdanken. Aber auch eine Ausbreitung über Land, von Flusssystem zu einem benachbarten ist festzustellen. Hierfür sind aber nur grosse Arten in der Lage, die im feuchten Regenwald oder in Zeiten von grossflächigen Überschwemmungen die fliessenden Gewässer verlassen können, was besonders heute im Amazonasgebiet beobachtet werden kann. Auf diese Art und Weise muss die Besiedlung des schmalen Landstreifens in Süd-Amerika, westlich der Anden mit den grossen *Hypolobocera*-Arten vor sich gegangen sein. Aber auch an anderen Stellen der Erdoberfläche ist dieser Ausbreitungsmodus vorhanden. Besondere Beachtung verdient dafür der Raum zwischen dem Amazonas und der Küste des Karibischen Meeres. Hier sind wir gegenwärtig Zeuge, wie die grossen *Kingsleya*-Arten des Nordens (*K. latifrons*, *K. reflexifrons*) die Wasserscheide des Berglandes von Guayana in Richtung Süden überschreiten und in das Stromgebiet des Amazonas vordringen. Dort können bereits deutlich unterschiedene Unterarten beobachtet werden. In dieser Gegend sind auch weitflächige, jahreszeitliche Überschwemmungen, die die Ausbreitung begünstigen, nachgewiesen worden (SIOLI 1968). Ähnliche Voraussetzungen sind aber auch an anderen Stellen der Erdoberfläche, wie etwa für gewisse Potamiden Asiens, anzunehmen.

Die ältesten Fossilfunde sind aus dem mittleren Tertiär bekannt, was die Auffassung bestätigt, dass die Entstehungszeit der Süsswasserkrabben im Tertiär und Pleistozän liegt. Zur Feststellung des relativen Einwanderungsalters ist die Beobachtung an rezenten Arten von Vorteil, dass ältere Einwanderer weniger abgewandelte Gonopoden haben als die mutmasslich jüngeren.

So lassen etwa die *Trichodactylus*-Arten von S-Amerika, die als die ältesten Einwanderer dieser Familie gelten, Gonopoden erkennen, die auffällige Ähnlichkeiten mit einem der Länge nach eingerollten Spaltfussast haben, was bei

den jüngeren und jüngsten Einwanderern (*Poppiana*, *Zilchiopsis*) fehlt. Die ältesten Formen Asiens (*Potamon*, *Liotelphusa* u. a.) haben viergliedrige Gonopoden mit deutlich, zuweilen gelenkig, abgesetztem Endglied, die jüngeren (*Parathelphusa*, *Somaniathelphusa*, *Holthuisana* u. a.) sind durch deutliche Verschmelzungen der beiden letzten Glieder ausgezeichnet.

Es ergibt sich folgende Einteilung der Süßwasserkrabben der Erde:

I. *Pseudothelphusoidea* ORTMANN 1853.

Typus-Gattung: *Pseudothelphusa* SAUSSURE 1857.

Gonopoden primär dreigliedrig.

Trichodactylidae MILNE-EDWARDS 1853.

Typus-Gattung: *Trichodactylus* LATREILLE 1828.

Gonopoden spitz zulaufend mit apikaler Spermakanal-Öffnung. Merus von Mxp/3 spitz zulaufend mit distalem Palpus-Ansatz. Exopodit von Mxp/3 länger als das Ischium und mit Geißel. Epistom ist ohne Zwischenschaltung eines Stirnvierecks mit dem primären Stirnrand verbunden.

Pseudothelphusidae ORTMANN 1893.

Typus-Gattung: *Pseudothelphusa* SAUSSURE 1857.

Gonopoden distal stumpf mit apikalem Borstenfeld. Merus von Mxp/3 annähernd viereckig mit gerundeter Vorder-Außenkante. Exopodit von Mxp/3 meist kürzer als das Ischium und ohne Geißel. Oft mit deutlichem Stirnviereck.

Pseudothelphusinae ORTMANN 1893.

Typus-Gattung: *Pseudothelphusa* SAUSSURE 1857.

Spermakanal von hinten über innen nach vorn gebogen und von unten in das schüsselförmige Borstenfeld einmündend.

Epilobocerinae SMALLEY 1964.

Typus-Gattung: *Epilobocera* STIMPSON 1860.

Spermakanal von hinten über innen nach vorn gebogen und in das spaltförmige Borstenfeld übergehend.

Potamocarcinidae ORTLANN 1897.

Typus-Gattung: *Potamocarcinus* H. MILNE-EDWARDS 1853.

Gonopoden stumpf mit apikalem Borstenfeld, Spermakanal gerade und von hinten oder schwach von aussen in das Borstenfeld einmündend.

Potamocarcininae ORTMANN 1897.

Typus-Gattung: *Potamocarcinus* H. MILNE-EDWARDS 1853.

Borstenfeld quer liegend.

Kingsleyinae n. subf.

Typus-Gattung: *Kingsleya* ORTMANN 1897.

Borstenfeld aufrecht, vielfach am Giebel eines dachförmigen Aufsatzes.

II. *Parathelphusoidea* COLOSI 1920.

Typus-Gattung : **Parathelphusa** H. MILNE-EDWARDS 1853.

Go/opoden viergliedrig, Endglied des Maxillarpalpus gespalten.

Gecarcinucidae RATHBUN 1904.

Typus-Gattung : **Gecarcinucus** H. MILNE-EDWARDS 1844.

Ohne Stirndreieck.

Gecarcinucinae RATHBUN 1904.

Typus-Gattung : **Gecarcinucus** H. MILNE-EDWARDS 1844.

Go/1 schlank mit langem, schmalen Endglied.

Liotelphusinae BOTT 1969.

Typus-Gattung : **Liotelphusa** ALCOCK 1909.

Go/1 mit kurzem Endglied.

Sundathelphusidae BOTT 1969.

Typus-Gattung : **Sundathelphusa** BOTT 1969.

Stirndreieck steil mit undeutlichem sekundärem Stirnrand.

Parathelphusidae COLOSI 1920.

Typus-Gattung : **Parathelphusa** H. MILNE-EDWARDS 1853.

Mit schräg nach hinten gerichtetem Stirndreieck und scharfem sekundären Stirnrand.

Parathelphusinae COLOSI 1920.

Typus-Gattung : **Parathelphusa** H. MILNE-EDWARDS 1853.

Go/1 spiessförmig, in der Achse nach innen gewunden, mit verschmolzenen letzten beiden Gliedern. Car dreidornig.

Somanniathelphusinae BOTT 1968.

Typus-Gattung : **Somanniathelphusa** BOTT 1968.

Go/1 in der Achse nach aussen gewunden, Car vierdornig.

Ceylonthelphusinae BOTT 1969.

Typus-Gattung : **Ceylonthelphusa** BOTT 1969.

Endglied von Go/1 schlank, gerade, vom vorletzten Glied abgesetzt. Nur ein Epibranchialdorn.

Spiralothelphusinae BOTT 1969.

Typus-Gattung : **Spiralothelphusa** BOTT 1968.

Endglied von Go/1 korkenzieherartig gedreht oder ventraler Abschnitt nach dorsal überlappend.

III. *Potamoidea* n. superfam.

Typus-Gattung : **Potamon** SAVIGNY 1816.

Mandibularpalpus ungespalten, ohne Stirndreieck, Go/1 viergliedrig.

Potamidæ ORTMANN 1896 (Corr. pro *Potamonidæ* Opin. 712, Bull. zool. Nomencl., 21 (5): 342).

Typus-Gattung : *Potamon* SAVIGNY 1816.

Mandibularpalpus 3-gliedrig. Meist Loben und Crista gegeneinander verschoben, Go/1 mit kurzem nach aussen gerichtetem Endglied.

Potamonautidæ n. fam.

Typus-Gattung : *Potamonautes* MAC LEAY 1838.

Mandibularpalpus zweigliedrig. Oft mit sehr scharfer Postfrontalcrista.

Sinopotamidæ n. fam.

Typus-Gattung : *Sinopotamon* BOTT 1968.

Englied von Go/1 meist kurz, stumpf und nach innen gebogen, nicht breiter als das vorletzte Glied.

Isolapotamidæ n. fm.

Typus-Gattung : *Isolapotamon* BOTT 1968.

Endglied von Go/1 stumpf, lang und schlank, oder kurz und breit, oft distal breiter als basal.

Deckeniidæ ORTMANN 1897.

Typus-Gattung : *Deckenia* HILGENDORF 1868.

Atemöffnung röhrenartig bis zum Stirnrand verlängert.

Die Süßwasserkrabben-Sammlung des Naturhistorischen Museums in Gené

PSEUDOTHELPHUSOIDEA

TRICHODACTYLIDAE

Trichodactylus (*Trichodactylus*) *fluviatilis fluviatilis* LATREILLE 1828

1828 *Trichodactylus fluviatilis* LATREILLE, Encyc. méth. Hist. nat. (Entom.), 10: 705.

1869 *Trichodactylus crassus* A. MILNE-EDWARDS, Ann. Soc. entom. France, (4) 9: 172.

Material : Brasilien, Bahia (= Salvador) 2♂ 2♀. Rio de Janeiro 2♂ 2♀.
Ohne Fundort 2♀.

Bemerkungen : Von besonderem Interesse sind die Exemplare von Bahia. Aus diesem Fundort ist *Tr. crassus* A. MILNE-EDWARDS 1869 beschrieben worden, der bisher nur aus den beiden Original-Exemplaren bekannt war. Die periphere Gestalt der vorliegenden Stücke lässt keinen Unterschied gegenüber *fluviatilis* s. str. erkennen. Der Carapax ist von wechselnder Oberflächenstruktur und Wölbungsgrad, was auch bei *fluviatilis* zu beobachten ist. Der seinerzeit (BOTT 1969: 17) erwähnte Unterschied in der Gonopodengestalt ist so gering, dass er für eine Abtrennung als Unterart nicht ausreicht. *Tr. crassus* muss also in die Synonymie von *fluviatilis* verwiesen werden.

Trichodactylus (Trichodactylus) petropolitanus petropolitanus (GÖLDI 1886)1886 *Sylviocarcinus petropolitanus* GÖLDI, Arch. Naturg., 52 (1): 33, T. 3, F. 18-23.*Material*: Brasilien, Joinville 1♂ 1♀.**PSEUDOTHELPHUSIDAE****Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana americana SAUSSURE 1857**1857 *Pseudothelphusa americana* SAUSSURE, Rev. Mag. Zool., (2) 9: 305.*Material*: Cuba 1♂ 1♀ (? Original-Exemplare), 2♀.

Bemerkungen: Bei den erwähnten und von DE SAUSSURE beschrifteten Stücken handelt es sich wahrscheinlich um Originalexemplare. Tiere aus dem von dem Autor angegeben Locus typicus, Haiti, sind in der Sammlung nicht vorhanden. Möglicherweise kann an eine irrtümliche Fundortbezeichnung gedacht werden, da die Art später nur aus Mexiko bekannt geworden ist, und SAUSSURE in der gleichen Arbeit auch Crustaceen aus diesem Gebiet bearbeitet hat. Möglicherweise handelt es sich bei dem oben erwähnten ♀, bei dem die Masse mit denen bei SAUSSURE angegebenen übereinstimmen, um das Stück, das der Autor für seine Beschreibung verwendet hat. Bemerkenswert ist ausserdem, dass die Exemplare der folgenden Art ebenfalls aus der Sammlung SAUSSURE stammen, aber mit dem Fundort "Mexiko" versehen sind und vielleicht auch bei der Beschreibung von *americana* vorlagen. Sie wurden später, allerdings von anderer Seite, mit einem anderen Namen versehen, nämlich *bocourti* A. MILNE-EDWARDS 1866, der einzigen damals bekannten Art aus der Nähe von Mexiko, die etwa vergleichbar war. Vgl. auch die Bemerkungen bei BOTT (1967: 40).

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana lamellifrons RATHBUN 18931893 *Pseudothelphusa lamellifrons* RATHBUN, Proc. U. S. nation. Mus., 16: 654, T. 75, Abb. 2-5.*Material*: Mexiko, Cordoba 1♂ 1♀, Mexiko 2♂ 2♀ [1♂ sehr gross (61: 39: 22: 15)].

Bemerkungen: Die erwähnten Stücke wurden bereits von RATHBUN (1905: 304) unter *lamellifrons* angeführt, waren aber in der Sammlung mit *bocourti* bezeichnet. Die Gonopoden mit dem geteilten lappenförmigen Ansatz verweisen sie aber eindeutig zu *lamellifrons*.

Pseudothelphusa (Pseudothelphusa) americana jouyi RATHBUN 18931893 *Pseudothelphusa jouyi* RATHBUN, Proc. U. S. nation. Mus., 16: 649, T. 73, 74 F. 1-3.

Material: Mexiko, Chapala-See 1♀.

Bemerkungen: Da das Exemplar nach der Angabe auf dem Beizettel von L. P. JOUY gesammelt worden ist, dürfte es auch zu den Original-Exemplaren, die der Beschreibung zu Grunde gelegen haben, gehören und deshalb als Paratypoid angesehen werden.

POTAMOCARCINIDAE
KINGSLEYINAE

Kingsleya dentata (LATREILLE 1825)

1825 *Telphusa dentata*, LATREILLE, Encyc. méth. Hist. nat., 10 : 564.

Material: Gouadeloupe 1♀.

Kingsleya venezuelensis deleae (BOTT 1967)

1967 *Potamocarcinus* (Kingsleya) *venezuelensis deleae* BOTT, Senckenbergiana biol., 48 : 303, Abb. 4.

Material: Venezuela, 1♂ 1♀ Paratypoide.

Megathelphusa richmondi magna (RATHBUN 1895)

1895 *Pseudothelphusa magna* RATHBUN, Proc. U. S. nation. Mus., 18 : 377, T. 19, 20 F. 7-10; Abb. 1-2.

Material: El Salvador, La Guija 1♂ 1♀.

Elsalvadoria zurstrasseni zurstrasseni (BOTT 1956)

1956 *Pseudothelphusa zurstrasseni zurstrasseni* BOTT, Senckenbergiana biol., 37 : 232, T. 32, F. 5, T. 35, F. 5.

Material: El Salvador, Los Chorros 1♂ 1♀ Paratypoide.

PARATHELPHUSOIDEA
GECARCINUCIDAE
GECARCINUCINAE

Barytelphusa (Barytelphusa) cunicularis (WESTWOOD 1836)

1836 *Thelphusa cunicularis* WESTWOOD, in SYKES & WESTWOOD, Trans. entom. Soc. London, 1 : 183, T. 19.

Material: Indien, Malaiyandipattanam bei Pollachi 1♂ 1♀ (J. CARL). Nilgiris, Masinigudi 1♂ 1♀. Anaimalai, Alyar-Fluss 8 juv. (J. CARL). Bombay 4 juv. (H. DE SAUSSURE).

*LIOTELPHUSINAE***Travancoriana pollicaris** (ALCOCK 1909)

1909 *Paratelphusa* (*Barytelphusa*) *pollicaris* ALCOCK, Rec. ind. Mus., 3 : 377.

1931 *Paratelphusa* (*Barytelphusa*) *pollicaris convexa* ROUX, Rev. suisse (Zool.), 38 : 49.

Material : Indien, Palnis, Tandikudi 1♂ Lectotypus, 1♀ 1 juv. ♀ Paratypoide von *p. convexa* ROUX (J. CARL). Attakutti, Anaimalais 1 juv. (J. CARL).

Travancoriana schirnerae BOTT 1969

1969 *Travancoriana schirnerae* BOTT, Senckenbergiana biol., 70 : 361.

Material : S-Indien, Coonoor 1♂ Holotypus 3♂ 3♀ 5 juv. Paratypoide (J. CARL).

Travancoriana travancorica (HENDERSON 1913)

1913 *Paratelphusa* (*Liotelphusa*) *malabarica travancorica* HENDERSON, Rec. ind. Mus., 9 : 47, Abb. 2.

Material : Indien, Naduar-Fluss, 3♂ 1♀ (J. CARL).

Travancoriana carli (ROUX 1931)

1931 *Paratelphusa* (*Barytelphusa*) *carli* ROUX, Rev. suisse (Zool.), 38 : 50, Abb. 12, 13.

Material : Nilgiris, Mundumalai 1♂ Lectotypus, 1♂ 1♀ 2 juv. Paratypoide.

Gubernatoriana nilgiriensis (ROUX 1931)

1931 *Paratelphusa* (*Liotelphusa*) *nilgiriensis* ROUX, Rev. suisse (Zool.), 58 : 56, Abb. 14, 15.

Material : S-Indien, Avalanche 1♂ Lectotypus, 1♂ 2♀ Paratypoide (J. CARL).

Gubernatoriana escheri (ROUX 1931)

1931 *Paratelphusa* (*Globitelphusa*) *escheri* ROUX, Rev. suisse (Zool.), 38 : 60, Abb. 18, 19.

Material : S.-Indien, Palnis, Kodai-Kanal 1♂ Lectotypus, 4♂ 1♀ 3 juv. Paratypoide (J. CARL). Shola bei Shembaganur 1♀ Paratypoid (J. CARL). Bach bei Kukkal 1♂ 1♀ Paratypoide (J. CARL).

Gubernatoriana pusilla (ROUX 1931)

1931 *Paratelphusa* (*Liotelphusa*) *pusilla* ROUX, Rev. suisse (Zool.), 38 : 58, Abb. 16, 17.

Material : S-Indien, Avalanche 1♂ Lectotypus 3♀ Paratypoide (J. CARL).

Bemerkungen: Inwieweit die erwähnten *Gubernatoriana*-Arten aus Nilgiris einem engeren Verwandtschaftskreis angehören, lässt sich wegen des beschränkten Materials noch nicht entscheiden.

SUNDATHELPHUSIDAE

Sundathelphusa cassiope minahassae (SCHENKEL 1902)

1902 *Potamon* (*Geothelphusa*) *minahassae* SCHENKEL, Verh. naturf. Ges. Basel, 13: 540, T. 11, F. 15.

Material: Celebes, Tomohon bei Manado 1♂, Lectotypus.

Bemerkungen: SCHENKEL stand nach seinen Angaben zwei Gruppen von Exemplaren zur Verfügung, eine mit dem Fundort Tomohon, die andere ohne Fundangabe. Die erstere legte er seiner Beschreibung zu Grunde. Eines dieser Exemplare ist noch im Museum Genf vorhanden und wird deshalb zu *Lectotypus* bestimmt. Von der anderen Gruppe konnte ich nur ein ♂ im Museum Basel feststellen, das aber zu *cassiope* DE MAN zu rechnen ist.

Perbrinckia enodis (KINGSLEY 1880)

1880 *Thelphusa enodis* KINGSLEY, Proc. Acad. nat. Sci. Philad.: 36.

Material: Nuwara Eliya, Ceylon, 6000 ft, 1♂ (BURGOFFER)

PARATHELPHUSIDAE CEYLONTHELPHUSINAE

Ceylonthelphusa rugosa (KINGSLEY 1880)

1880 *Thelphusa rugosa* KINGSLEY, Proc. Acad. nat. Sci. Philad., 37.

Material: Ceylon, klarer Bergbach bei Peradeniya 1000m 1 juv. ♂ 1 juv. ♀ (J. CARL). Ceylon 1♂ (BUGNION).

Ceylonthelphusa sorror (ZEHNTNER 1894)

1894 *Telphusa sorror* ZEHNTNER, Rev. suisse (Zool.), 2: 167.

Material: Ceylon 1♀ Lectotypus 1♀ Paratypoid (M. BEDOT and Ch. PICTET).

Spiralothelphusinae BOTT 1968

Oziotelphusa senex (FABRICIUS 1798)

1798 *Cancer senex* FABRICIUS, Entom. Syst. (Suppl.), 340.

Material: Ceylon 3♂ 1♀ (BUGNION).

PARATHELPHUSINAE

Parathelphusa (Parathelphusa) tridentata tridentata H. MILNE-EDWARDS 1853

1853 **Parathelphusa tridentata** H. MILNE-EDWARDS, Ann. Sci. nat., (3) 20 : 213.

Material : Sumatra 1♂ 1♀ (BEDOT and PICTET).

Parathelphusa (Parathelphusa) convexa (DE MAN 1879)

1879 **Paratelphusa convexa** DE MAN, Notes Leyden Mus., 1 : 63.

Material : Java, Soekaboemi, 4♂ 7♀ (E. WALSH).

Parathelphusa (Parathelphusa) pantherina (SCHENKEL 1902)

1902 **Potamon (Parathelphusa) pantherina** SCHENKEL, Verh. naturf. Ges. Basel, 13 : 522, T. 10, F. 11-13.

Material : Matanna-See, Celebes 1♂ 1 juv. Paratypoid (SARASIN).

Parathelphusa (Parathelphusa) sarasinorum (SCHENKEL 1902)

1902 **Potamon (Potamonautes) sarasinorum** SCHENKEL, Verh. Basel, 13 : 525, T. 10, F. 10, 13b.

Material : Celebes, Posso-See, 2♂ Paratypoide (SARASIN).

Parathelphusa (Mesothelphusa) celebensis (DE MAN 1892)

f. *immaculata* SCHENKEL 1902

1892 **Telphusa celebensis** DE MAN, in WEBER, Zool. Ergebn. niederl. O-Indien, 2 (2) : 297, T. 17, T. 18, F. 7.

1902 **Potamon (Potamonautes) celebensis** var. *immaculata* SCHENKEL, Verh. naturf. Ges. Basel, 13 : 531.

Material : Celebes, Enrekang, 1♂ Paratypoid.

SOMANNIATHELPHUSINAE

Somanniathelphusa sinensis sinensis (H. MILNE-EDWARDS 1853)

1853 **Parathelphusa sinensis** H. MILNE-EDWARDS, Ann. Sci. nat., (3) 20 : 213.

Material : Hongkong, 3♂ 1♀ (R. GOTTSCHALK).

Sommaniathelphusa sinensis dugasti (RATHBUN 1902)

1902 **Potamon (Parathelphusa) dugasti** RATHBUN, Bull. Mus. Hist. nat.: 185.

Material: Tongking, 2♂ 2♀ (CUISINIER).

*POTAMOIDEA**POTAMIDAE***Potamon (Potamon) fluviatile fluviatile** (HERBST 1785)

1785 **Cancer fluviatilis** HERBST, Naturgesch. Krabben und Krebse, I (6): 183.

Material: Italien, Calabrien, Sibari, Coscile-Fluss 1♂ 1♀ (A. SENGLET).
Italien, Potenza, 1 juv., 10.10.58 (V. AELLEN).

Potamon (Potamon) fluviatile algeriensis BOTT 1967

1967 **Potamon (Potamon) fluviatile algeriensis** BOTT, Vid. Medd. dansk naturhist. For., 130: 36, T. 5, F. 40-43.

Material: Tunis, Khanguet Kef Tout, Djebel Abiod, 2♂ 2 juv. ♀ (STRINATI, FRAINIER and AELLEN). Marokko, Meknès Jardin 2♀ (STRINATI and AELLEN).
1 ♀ (FERRIÈRE). Marokko, Oued Beth, 33 km w Meknès 1♂ 1♀ (STRINATI and V. AELLEN 22.8.50).

Potamon (Potamon) potamios potamios (OLIVIER 1804)

1804 **Cancer potamios** OLIVIER, Voyage dans l'empire Ottoman, 4: 240; Atlas 2: 6, T. 30, F. 2 [part].

1967 **Potamon (Potamon) potamios potamios** BOTT, Videnskabelige Meddelelser, 130: 18, T. 2, F. 13-16; Abb. 3a, b. [Lit.].

Material: Türkei, Pass zwischen Yeniceköy und Demirköy, 15 km se von Demirköy, 1 juv. ♀ (C. BESUCHET 31.7.69).

Potamon (Potamon) potamios palaestinensis BOTT 1967

1967 **Potamon (Potamon) potamios palaestinensis** BOTT, Vid. Medd. dansk naturhist. For., 130: 24, T. 4, F. 26-29; Abb. 2.

Material: Palaestina, Tiberias-See 1♂ 2♀.

*POTAMONAUTIDAE***Potamonautes (Acanthothelphusa) niloticus** (H. MILNE-EDWARDS 1837)

1837 **Telphusa nilotica** H. MILNE-EDWARDS, Hist. nat. Crust., 2: 13.

Material: Ägypten 3♀ (E. PICTET) 1♀ (SAUSSURE).

Potamonautes (Longipotamonautes) paecilei (A. MILNE-EDWARDS 1886)1886 *Thelphusa paecilei* -. MILNE-EDWARDS, Bull. Soc. philom., 7 (10): 149.*Material*: W-Afrika, Talagouga-Gabon 1♀ (F. GREBERT).**Potamonautes (Rotundopotamonautes) berardi berardi** (AUDOUIN 1826)1826 *Thelphusa berardi* AUDOUIN, Hist. nat. Mém., 1 (4): 82, T. 2, F. 6.*Material*: Viktoria-See, Entebbe, 1♂ 6♀ (L. CARL).**Potamonautes (Isopotamonautes) senegalensis** n. sp.

Diagnose: Car gleichmässig, stark gewölbt, Crista scharf bis zum VSR, von den Loben nicht getrennt. Go/1 schlank mit geradem, nicht zur Seite gerichtetem Endglied.

Beschreibung: Car glatt und glänzend, allseitig stark gewölbt, nur die H-Furche und die kurze, gegabelte Mittelfurche schwach erkennbar. Stirn rechtwinkelig nach unten gebogen. Crista scharfkantig in den VSR ohne Zahnbildung übergehend. Mxp/3 mit Längsfurche, Exopodit mit langer Geissel. HL breit-dreieckig mit geraden Seitenrändern, Endglied mit kaum eingezogenen Schenkeln, dreiseitig mit gerundeter Spitze. Vorletztes Glied von Go/1 lang, kräftig, Endglied sehr kurz, gerade mit schwach nach innen gerichteter Spitze, schlanker als das vorletzte Glied und etwa 1/8 seiner Länge. Go/2 mit langem Endfaden. P/1 kräftig mit langen und schlanken, deutlich bezahnten Scherenfingern. Ein Zahn auf dem Dactylus und drei auf dem Index überragen die übrigen. Carpus mit zwei spitzen nach vorn gerichteten Innendornen, Merus mit schwach gekörnten Unterkanten. P/2-5 relativ kurz und schlank. Beide Sternalfurchen tief und vollständig. Vorletztes HL-Segment relativ kurz, etwa 1/2 so lang wie breit.

Masse: 59: 44: 27: 17 mm (Holotypus ♂).*Locus typicus*: Senegal.*Material*: W-Afrika, Senegal (1♂ Holotypus 1♀ Paratypoid. AUDEUD).

Bemerkungen: Die Art ist eindeutig durch die Gestalt der Go/1 gekennzeichnet und stellt den nördlichsten Vertreter einer *Potamonates*-Art dar. Mit *Isopotamonautes* verbindet sie nicht nur der grundsätzliche Bau von Go/1 und Go/2, sondern neben der peripheren Carapax-Gestalt besonders der breit-dreieckige Hinterleib, die tiefen Sternalfurchen und das relativ kurze vorletzte Hinterleibsegment. In der äusseren Gestalt des Carapax und der P/1 sind auffällige Übereinstimmungen mit den in der Gegend weit verbreiteten *Sudanonautes*-Arten zu verzeichnen, die sich aber neben der Gestalt von Go/1 und Go/2 durch Zwischenzähne am vorderen VSR, die Spaltung des VSR hinter dem Auftreffen der Crista, die nur als Kerben angedeuteten hinteren Sternalfurchen, das relativ

lang gestreckte vorletzte Hinterleibssegment eindeutig unterscheiden. Die Übereinstimmungen in der äusseren Form weisen auf gleiche Lebensweise hin und sind deshalb als Konvergenzen anzusehen. Dies trifft besonders für die Scherenform und Bezahung zu, die etwa bei *Sudanonautes pelii* völlig mit der vorliegenden Art übereinstimmen, obwohl beide ganz verschiedenen Verwandtschaftskreisen angehören.

Potamonautes (Isopotamonautes) anchietae (BRITO-CAPELLO 1871)

1871 *Thelphusa anchietae* BRITO-CAPELLO, J. Sci. Math. Phys. Nat. Lisboa, 3: 132, T. 2, F. 11.

Material: Angola, Mukoli, 1 juv. ♀.

Potamonautes (Potamonautes) bayonianus dubius (BRITO-CAPELLO 1873)

1873 *Thelphusa dubia* BRITO-CAPELLA, J. Sci. Math. Phys. Nat. Lisboa, 3: 254, T. 1, F. 1-2.

Material: Angola, Kubango (Kuwango) 1 ♀.

Potamonautes (Lobopotamonautes) perparvus minor BOTT 1955

1955 *Potamonautes (Lobopotamonautes) perparvus minor* BOTT, Ann Mus. Congo belge, C (3,3) 1(3): 284, T. 21, F. 2, Abb. 49.

Material: Afrika, Kiwu, Matabe 1♂ 1♀ Paratypoides.

Sudanonautes (Sudanonautes) africanus africanus (A. MILNE-EDWARDS 1869)

1869 *Thelphusa africana* A. MILNE-EDWARDS, Nouv. Arch. Mus. Hist. nat., 5: 186, T. 11, F. 2.

Material: Gabon, 3♂ (GREBERT).

ZUSAMMENFASSUNG

Anlässlich einer vollständigen Revision der Sammlung an Süßwasser-Krabben des Genfer Museums wird eine neue Art, *Potamonautes (Isopotamonautes) senegalensis*, beschrieben, sowie eine Übersicht über die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung samt grosssystematischer Einteilung der Süßwasser-Krabben der Welt gegeben.

RÉSUMÉ

L'auteur révisé tous les Crabes d'eau douce du Muséum de Genève, décrit une nouvelle espèce, *Potamonautes (Isopotamonautes) senegalensis*, et donne un résumé de l'évolution et de la répartition des Crabes d'eau douce du monde, complété par un aperçu taxonomique.

SUMMARY

The collection of sweet-water Crabs of the Natural History Museum of Geneva are revised. The author describes a new species, *Potamonautes (Isopotamonautes) senegalensis*, and reviews the evolution of the distribution of the sweet-water Crabs in the world. A general taxonomic review is given.

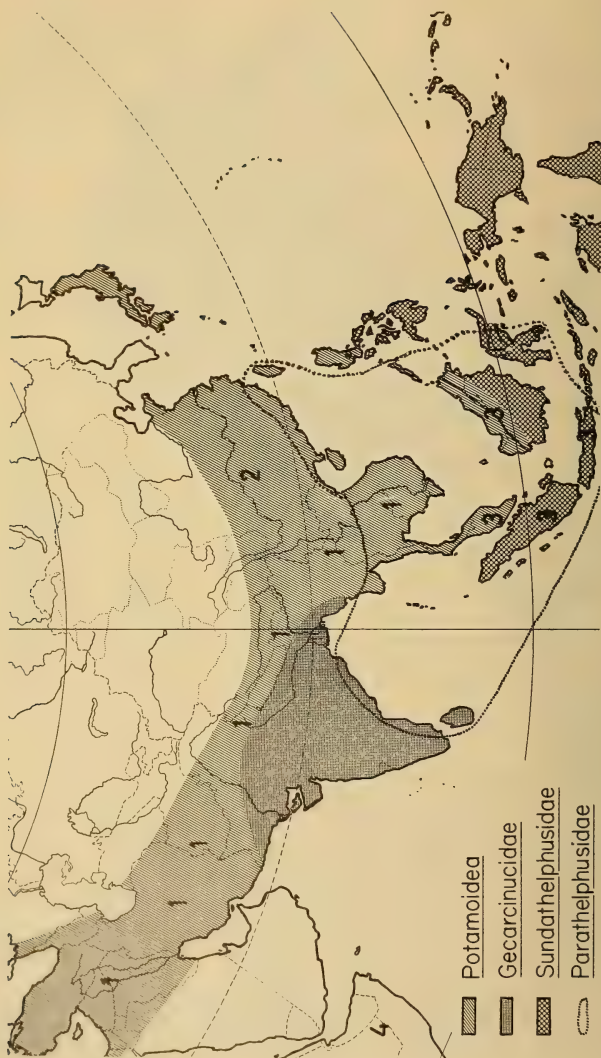
SCHRIFTEN

- ALCOCK, A. 1910. *On the classification of the Potamonidae (Telphusidae)*. — Rec. ind. Mus. Calcutta, 5: 253-261.
- BALSS, H. 1957-1961. Dr H. BRONNS *Klassen und Ordnungen des Tierreichs*, 5 (1,7). Leipzig.
- BOTT, R. 1955. *Die Süßwasserkrabben von Afrika und ihre Stammesgeschichte*. — Ann. Mus. Congo belge, Tervuren, C (3,3) 1 (3): 209-352.
- 1966. *Potamiden aus Asien*. — Senckenbergiana biol. Frankfurt am Main, 47: 469-509.
- 1967. *Potamiden aus Ost-Asien*. — Senckenbergiana biol. Frankfurt am Main, 48: 203-220.
- 1967. *Flusskrabben aus Brasilien und benachbarter Gebiete*. — Senckenbergiana biol. Frankfurt am Main, 48: 301-312.
- 1967. *Flusskrabben aus dem westlichen Südamerika*. — Senckenbergiana biol. Frankfurt am Main, 48: 365-372.
- 1967. *Flusskrabben aus dem westlichen Mittelamerika*. — Senckenbergiana biol. Frankfurt am Main, 48: 373-380.
- 1967. *Potamidae aus Afghanistan, Westasien und dem Mittelmeerraum*. — Vid. Medd. dansk naturhist. For. Kopenhagen, 130: 7-43.
- 1968. *Flusskrabben aus dem östlichen Mittelamerika und den grossen Antillen*. — Senckenbergiana biol. Frankfurt am Main, 49: 39-49.
- 1968. *Potamiden aus Süd-Asien*. — Senckenbergiana biol. Frankfurt am Main, 49: 119-130.
- 1968. *Parathelphusiden aus Hinterindien*. — Senckenbergiana biol. Frankfurt am Main, 49: 403-422.
- 1969. *Die Süßwasserkrabben Süd-Amerikas und ihre Stammesgeschichte*. — Abh. senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt am Main, 518.
- 1969. *Praeadaptation, Evolution und Besiedlungsgeschichte der Süßwasserkrabben der Erde*. — Natur und Museum Frankfurt am Main, 99: 266-275.
- 1969. *Flusskrabben aus Asien und ihre Klassifikation*. — Senckenbergiana biol. Frankfurt am Main, 50: 359-366.
- COLOSI, G. 1920. *I Potamonidi*. — Boll. Mus. Zool. Anat. comp., Torino, 25: 734.
- ORTMANN, A. 1897. *Carcinologische Studien*. — Zool. Jb., 10: 258-372. Jena.
- RATHBUN, M. 1904-1906. *Les crabes d'eau douce*. — Nouv. Arch. Mus. Paris, Paris, (4) 6: 225-312; (4) 7: 159-322; (4) 8: 33-122.
- SIOLI, H. 1968. *Zur Ökologie des Amazonasgebietes*. — In: *Biogeography and Ecology in South America*. W. JUNK, Den Haag.
- WOOD-MASON, J. 1871. *Contributions to Indian Carcinology, Part I*. — J. asiat. Soc. Bengal, 40 (2): 189-200.



KARTE 1.

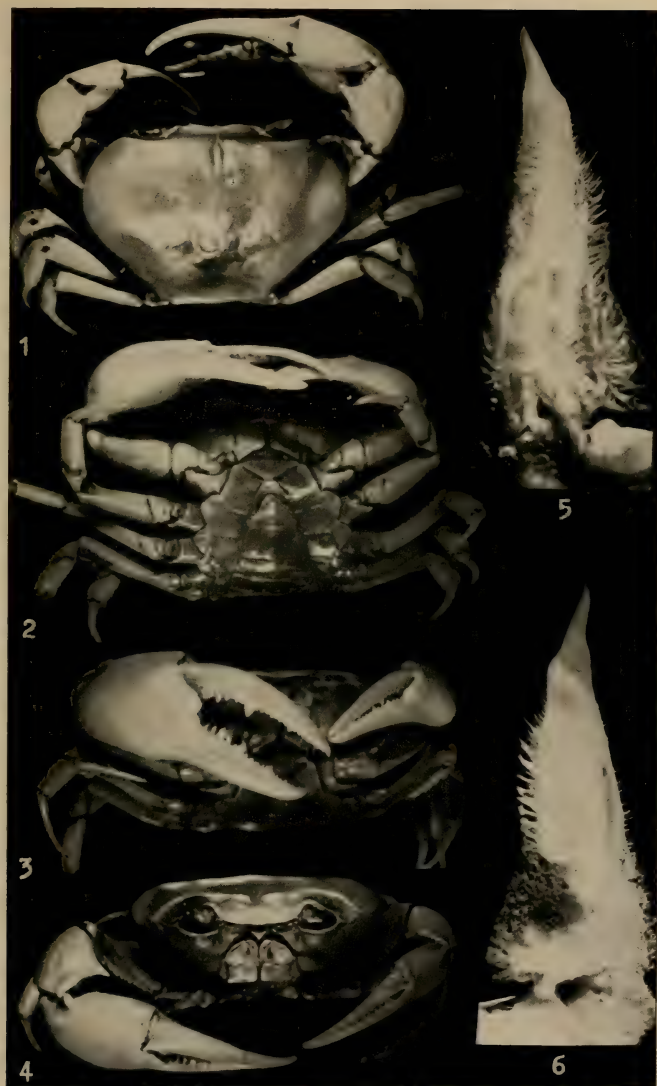
Verbreitung der Süßwasserkrabben in Amerika.
Pfeile: Einwanderungsrichtung.



KARTE 2.

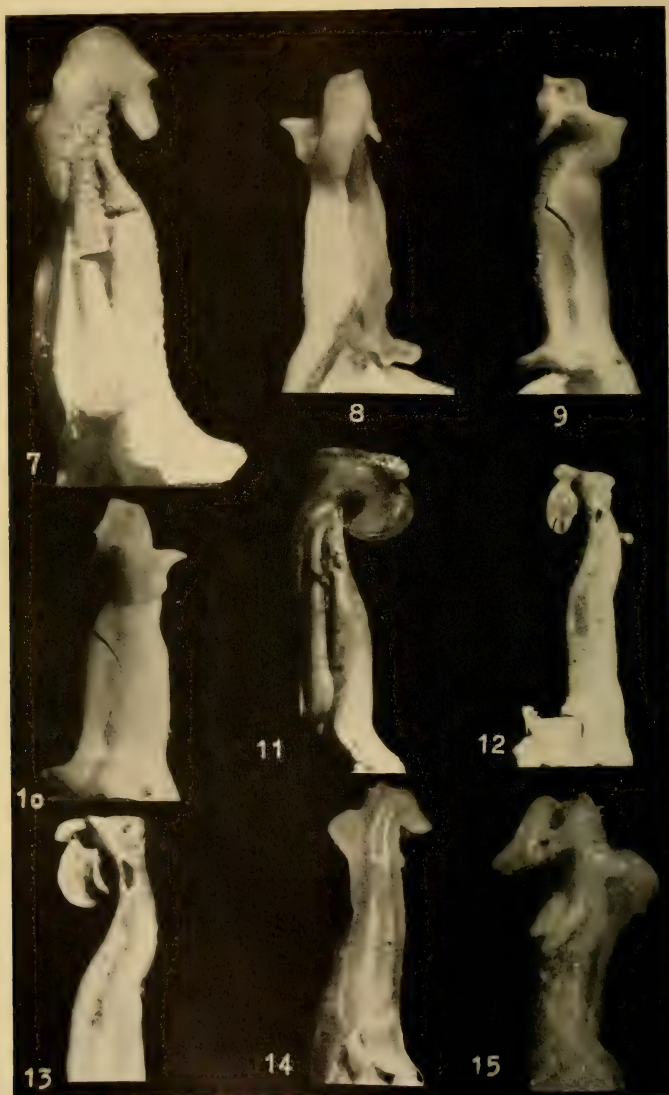
Verbreitung der Süßwasserkrabben in Eurasien.

1. Potamidae, 2. Sinopotamidae, 3. Isolapotamidae, 4. Potamonautidae.



TAFEL 1.

Potamonautes (Isopotamonautes) senegalensis n. sp. Senegal.
 1. Oberseite, 2. Unterseite, 3. Scherenansicht, 4. Stirnseite,
 5. Go/1 ventral, 6. Go/1 dorsal. Holotypus.



7-10: *Pseudothelphusa* (*Pseudothelphusa*) *americana americana* SAUSSURE, "Cuba", Go/1.

7. ventral, 8 von innen, 9. dorsal, 10. dorsal aussen.? Lectotypus?

11-13: *Pseudothelphusa* (*Pseudothelphusa*) *americana lamellifrons* RATHBUN, Mexiko, Go/1.

11. ventral, 12. dorsal, 13. Endteil von dorsal.

14-15: *Elsalvadoria zurstrasseni zurstrasseni* (BOTT), El Salvador, Go/1, Paratypoid.

14. ventral, 15. dorsal.

Les monoamines cérébrales lors de l'hibernation chez la chauve-souris *

par

J. CONSTANTINIDIS, J. C. de la TORRE, R. TISSOT et H. HUGGEL

Clinique Psychiatrique Universitaire de Genève
J. DE AJURIAGUERRA

et

Laboratoire d'Anatomie et Physiologie comparées
de l'Université de Genève
H. HUGGEL

avec 2 figures dans le texte

INTRODUCTION

Parmi les phénomènes qui caractérisent l'hibernation citons la baisse de la température corporelle, la très importante réduction du métabolisme cellulaire et l'attitude apparente de sommeil de l'animal hiberné. Le caractère physiologique de ce sommeil pendant l'hibernation, par rapport au sommeil normal, n'est pas encore défini. D'après les travaux de KAYSER (1957) et (1961), l'EEG des animaux hibernés présente une activité très réduite d'ondes lentes, qu'on pourrait comparer avec l'EEG du sommeil lent, mais il n'y a aucune activité de sommeil paradoxal.

JOUVET et coll. (BOBILLIER, DELORME, PUJOL, RENAULT et ROUSSEL) ont relevé l'importance, dans le déterminisme du sommeil lent et du sommeil paradoxal, des monoamines cérébrales et, en particulier, de quelques noyaux mésencéphaliques et pontiques contenant des neurones à sérotonine (système du raphé médian) et à catécholamines (*locus caeruleus*). La régulation du métabolisme et de la température corporelle est contrôlée par l'hypothalamus qui est particulièrement riche en monoamines (VOGT, 1954; COSTA et APRISON, 1958). D'après

* Nous remercions le Fonds National Suisse de la recherche scientifique (n° 4064).

HERLANDT (1956), l'axe hypothalamo-anté-hypophysaire intervient dans la régulation de l'hibernation et le développement saisonnier des gonades et d'après AZZALI (1952) (1953), la neurosécrétion hypothalamique et neuro-hypophysaire varie fortement entre l'été et l'hiver. Les fibres du système tubéro-infundibulaire, qui contiennent de la dopamine et qui se terminent sur le système porte-hypophysaire (FUXE, 1963; FUXE et HOKELT, 1966) sont certainement impliquées dans ces régulations.

C'est dans le but de rechercher des modifications éventuelles des monoamines cérébrales au cours de l'hibernation, que nous avons entrepris ce travail.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous avons étudié des cerveaux de chauves-souris en hibernation et en état d'éveil. C'est en raison des difficultés rencontrées pour trouver suffisamment de chauves-souris en hibernation naturelle, à proximité du laboratoire, que nous avons dû, dans cette étude préliminaire, nous contenter de procéder à l'analyse de quelques paires seulement: en hiver (état d'hibernation) *Rhinolophus ferrumequinum*; en été (état d'éveil) *Nyctalus noctula*. Toutefois, l'anatomie de leurs cerveaux ne présente pas de différences essentielles. Les captures ont été effectuées en automne 1967 avant le commencement de l'hibernation, et en février 1968, pour les animaux hibernés. Le prélèvement des cerveaux a obéi aux modalités suivantes: transport des chauves-souris dans un sac humide et refroidi avec de la glace dans un thermos pour les hibernés; légère narcose au laboratoire; décapitation, dissection du cerveau, congélation, lyophilisation, traitement aux vapeurs de formaldéhyde, technique de FALCK et OWMAN (1965), inclusion dans la paraffine sous vide et coupés au microtome. Les deux groupes de cerveaux provenant d'animaux en état d'éveil et d'hibernation ont été coupés en séries et examinés parallèlement à la microscopie fluorescente.

RÉSULTATS

Nous avons fait les constatations suivantes:

1. Les terminaisons adrénergiques périartérielles contiennent moins de catécholamines chez l'animal hiberné.
2. Il n'y a pas de différence entre hiberné et éveillé concernant les catécholamines du striatum.
3. Au niveau du tuber, la densité des catécholamines est plus forte chez l'hiberné (fig. 1a et 1b). Chez l'éveillé, on observe, dispersés dans les noyaux hypothala-

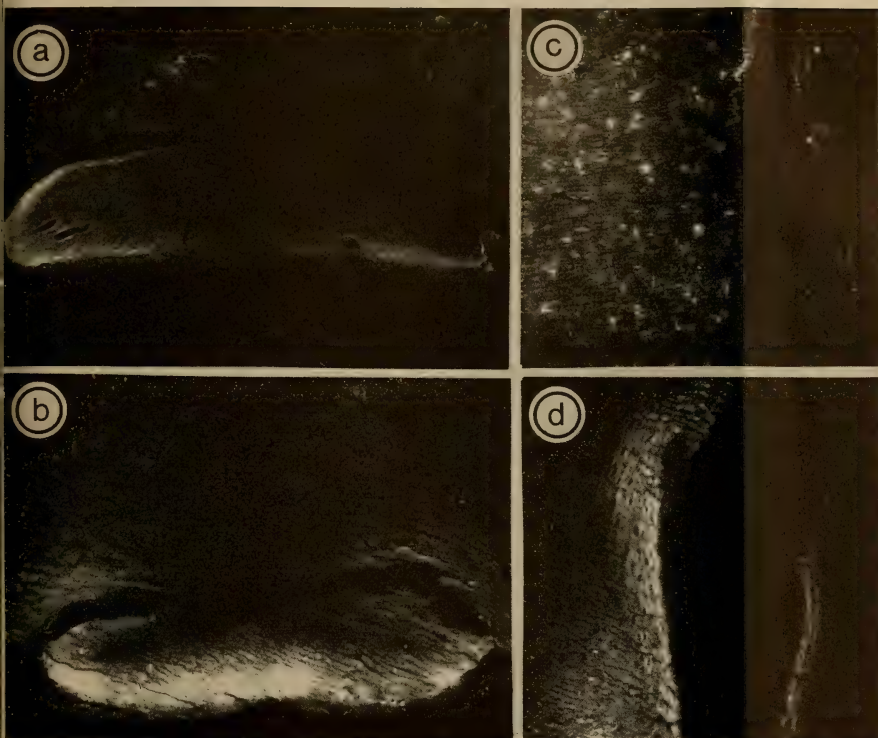


FIG. 1

Hypothalamus de chauve-souris:

a) et *b)* : Tuber — *a)* éveillé, *b)* hiberné;

c) et *d)* : III^e ventricule — *c)* éveillé, *d)* hiberné;

Hiberné : augmentation des catécholamines dans le Tuber (*b*) et concentration sur une mince couche autour du III^e ventricule (*d*);

Eveillé : grains et neurones hypothalamiques épars, à catécholamines (*a* et *c*);

Grossissement: pour toutes les photos 100 ×.

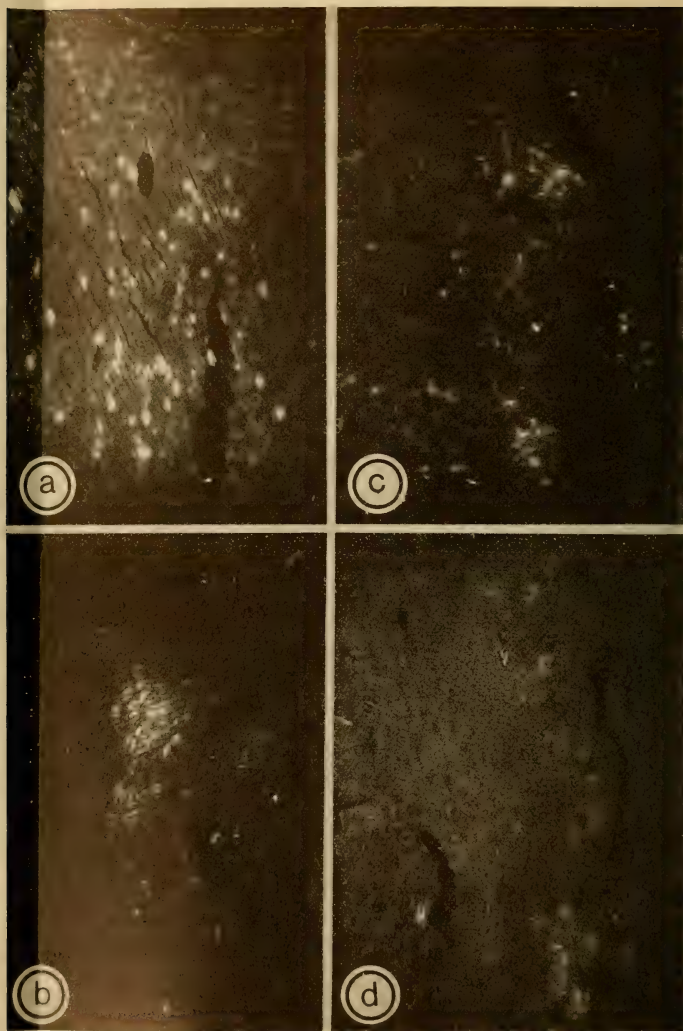


FIG. 2

- a) et b) : Locus caeruleus — a) éveillé, b) hiberné;
 c) et d) : Nucleus Raphe mésencéphalique;
 Hiberné : faible fluorescence à catécholamines (b) et disparition des grains à catécholamines (d) tandis que les neurones contiennent beaucoup de sérotonine (d).
 Eveillé : forte fluorescence à catécholamines (a) et grains à catécholamines bien visibles (c) tandis que la fluorescence à sérotonine est totalement absente.

miques, de rares neurones et d'abondants grains contenant des catécholamines (fig. 1c). Chez l'hiberné, les catécholamines hypothalamiques sont concentrées dans une mince couche autour du troisième ventricule (fig. 1d), formée probablement de grains fins. Nous n'avons pas observé de catécholamines intraneurales dans cette région.

4. Au niveau du locus cœruleus, du locus niger et des noyaux latéraux pontiques et bulbaires, nous constatons une légère diminution des catécholamines intraneurales chez l'hiberné (fig. 2a et 2b).
5. Au niveau du raphé mésencéphalique et ponto-bulbaire chez l'animal éveillé, nous avons observé des neurones à sérotonine avec fluorescence jaune extrêmement faible, comme c'est le cas aussi chez le rat normal; entre ces neurones, il y a de nombreux grains contenant des catécholamines (fig. 2c). Chez l'hiberné, il n'y a pas de grains à catécholamines dans le raphé, mais une forte concentration de sérotonine intraneuronale (fig. 2d).

DISCUSSION

Nous pouvons avancer les hypothèses suivantes:

a) La diminution des catécholamines dans les terminaisons sympathiques périartérielles chez l'hiberné pourrait être en relation avec la stabilité circulatoire à un bas niveau, ne nécessitant pas des changements importants du calibre artériel qui caractérise cet état. Ceci corrobore les observations de DRASKOCZY et LYMAN (1967) sur la diminution de l'activité sympathique au cours de l'hibernation.

b) La concentration des catécholamines hypothalamiques autour du troisième ventricule et leur augmentation au niveau du tuber chez l'hiberné pourrait être en rapport avec le rôle de l'hypothalamus dans la régulation de la température et du métabolisme cellulaire.

c) La réduction des catécholamines intraneurales au niveau du locus niger et cœruleus chez l'hiberné, serait un phénomène parallèle à l'absence de sommeil paradoxal lors de l'hibernation. En effet, l'EEG chez l'hiberné ne présente aucune activité de ce type de sommeil (KAYSER, Ch., 1967); d'autre part, il a été démontré par JOUVET, M. et DELORME, F. (1965) et ROUSSEL, B. (1967) que le sommeil paradoxal dépend de l'intégrité du locus cœruleus dont les neurones contiennent des catécholamines.

d) JOUVET, M., BOBILLIER, P., PIJOL, J. F. et RENAULT, J. (1966 et 1967), JOUVET, M. et DELORME, F. (1965), RENAULT, J. (1967) ont mis en évidence l'existence d'un rapport direct entre la quantité de sommeil lent et le taux de la

sérotonine cérébrale; de même, ils ont démontré que la destruction des noyaux du raphé médian empêche le sommeil lent. L'hibernation serait-elle une sorte de sommeil lent extrêmement prolongé? Si tel est le cas, l'augmentation de la sérotonine dans le système du raphé chez l'animal hiberné serait tout à fait compréhensible. Il faudrait encore déterminer, cependant, si cette augmentation de la sérotonine dans le raphé est due à une diminution du turnover ou, au contraire, à une augmentation de sa synthèse.

RÉSUMÉ

Etude des monoamines cérébrales par la microscopie fluorescente chez la chauve-souris en hibernation et en état d'éveil. Constatations chez l'animal hiberné par rapport à l'éveillé: baisse de l'adrénaline aux terminaisons péri-artérielles; augmentation de la dopamine au niveau du tuber; concentration des catécholamines hypothalamiques dans une mince couche autour du troisième ventricule; baisse des catécholamines au niveau du locus cœruleus et des noyaux latéraux du tronc; au niveau du système des noyaux du raphé augmentation de la sérotonine intraneuronale et baisse des catécholamines des terminaisons nerveuses.

Ces constatations sont discutées en rapport avec le rôle qu'on peut attribuer à l'hypothalamus lors de l'hibernation et à la lumière des acquisitions récentes sur les monoamines du tronc cérébral et leur implication dans les mécanismes du sommeil.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Studium der Monoamine im Gehirn der Fledermaus während des Winterschlafs mittels Fluoreszenz - mikroskopie erlaubt folgende Feststellungen im Vergleich zum Wachzustand: Verminderung des Adrenalins in den peri - arteriellen Endigungen: Erhöhung des Dopamingehalts im Tuber: Konzentration der Hypothalamus - Katecholamine auf eine dünne Schicht um den 3. Ventrikel; Abnahme des Katecholamingehalts im locus cœruleus und den lateralen Kernen des Hirnstamms; im Kernsystem der Raphe Erhöhung des intraneuronalen Serotonins und Abnahme der Katecholamine bei den Nervenendigungen. Diese Feststellungen werden diskutiert im Zusammenhang mit der Funktion des Hypothalamus während des Winterschlafs und im Vergleich mit der Bedeutung der Monoamine im Hirnstamm und ihrer eventuellen Rolle beim Schlaf höherer Säugetiere.

SUMMARY

A study of brain monoamines in the hibernating and the awake bat using a fluorescence microscopic method is presented.

It was found that the hibernating animal when compared to the awaked showed the following: decrease of the periarterial terminal adrenaline; Increase of dopamine in the tuberal region; concentration of hypothalamic catecholamines in a narrow lamina bordering the third ventricle; decrease of catecholamines in the locus cœruleus and lateral truncular nuclei; increase of the intraneuronal serotonin content in the raphe and a decrease of catecholamines in the nerve terminals of this area.

These findings are discussed in relation to the role attributed to the hypothalamus during hibernation and in the light of recent data on the monoamines in the cerebral trunk and in their implications concerning sleep mechanisms.

BIBLIOGRAPHIE

- AZZALI, G. 1952. *Ulteriori contributi al problema della neurosecrezione diencephalica dei Chiroteri*. Boll. Soc. Ital. Biol., 28:149-318.
- 1953. *Ricerche sulla neurosecrezione ipotalamica dei Chiroteri*. Riv. Biol., 45: 131-149.
- CARLSSON, A., B. FALCK, N. A. HILLARP et A. TORP. 1962. *Histochemical localization of the cellular level of hypothalamic noradrenaline*. Acta Physiol. Scand., 54: 385-386.
- COSTA, E., M. H. APRISON. 1958. *Studies on the 5-hydroxytryptamine (serotonin) content in human brain*. J. nerv. ment. Dis., 126: 289-293.
- DELORME, F. 1966. *Monoamines et sommeil. Etude polygraphique, neuropharmacologique et histochimique des états de sommeil chez le chat*, L.M.O., Lyon.
- DRASKOCZY, P. R. et C. P. LYMAN. 1967. *Turnover of catecholamines in active hibernating ground squirrel*. J. pharmacol. exp. Ther., 155: 101-111.
- FALCK, B. et C. OWMAN. 1965. *A detailed methodological description of the fluorescent method for the cellular demonstration of biogenic monoamines*. Acta univ. Lund II, n° 7.
- FUXE, K. 1963. *Cellular localizations of Monoamines in the median eminence and the infundibular stem of some mammals*. Acta physiol. scand. 58: 383-384.
- et T. HOKFELT. 1966. *Further evidence for the existence of tubero-infundibular Dopamine-neurons*. Acta physiol. scand., 66:245-246.
- HERLANDT, M. 1956. *Corrélations hypophysogénitales chez la femelle de la chauve-souris Myotis Myotis*. (Borkhausen), Arch. Biol., 67: 89-180.
- JOUVET, M. 1962. *Recherches sur les structures nerveuses et les mécanismes responsables des différentes phases du sommeil physiologique*. Arch. Ital. Biol., 100: 125-206.
- 1967. *Neurophysiology of the states of sleep*. Physiol. Reviews, 47: 117-177.
- 1967. *Mechanisms of the states of sleep. A neuropharmacological Approach in sleep and altered states of consciousness*. Ass. for Res. in nerv. ment. Dis., 45, Baltimore, Williams et Wilkins.
- JOUVET, M., P. BOBILLIER, J. F. PUJOL et J. RENAULT. 1966. *Effets des lésions du système du raphé sur le sommeil et la sérotonine cérébrale*. C.R. Soc. Biol., 160: 2343.
- 1967. *Suppression du sommeil et diminution de la sérotonine cérébrale par lésion du système du raphé chez le chat*. C.R. Acad. Sc. de Paris, 264: 360-362.

- JOUVET, M. et F. DELORME. 1965. *Locus cæruleus et sommeil paradoxal*. C.R. Soc. Biol., 159: 895-899.
- et D. JOUVET. 1960. *Effets de lésions de la formation réticulée pontique sur le sommeil du chat*. C.R. Soc. Biol., 154: 2301-2305.
- et J. RENAULT. 1966. *Insomnie persistante après lésion des noyaux du raphé chez le chat*. C.R. Soc. Biol., 160:1461.
- KAYSER, Ch. 1957. *Le sommeil hivernal, problème de thermorégulation*. Rev. Canad. Biol., 16: 303-389.
- 1961. *The Physiology of natural hibernation*. Pergamon Press, 286-287.
- PUJOL, J. F. 1967. *Monoamines et sommeils. II. Aspects techniques et intérêt de l'étude du métabolisme central des monoamines au cours du sommeil*. Tixier et fils, Lyon.
- RENAULT, J. 1967. *Monoamines et sommeils. III. Rôle du système du raphé et de la sérotonine cérébrale dans l'endormissement*. Tixier et fils, Lyon.
- ROUSSEL, B. 1967. *Monoamines et sommeils. IV. Suppression du sommeil paradoxal et diminution de la noradrénaline cérébrale par lésion des noyaux locus cæruleus*. Tixier et fils, Lyon.
- VOGT, M. 1954. *The concentration of Sympatithin in different parts of the central nervous system under normal conditions and after the administration of drugs*. J. Physiol. London, 123: 451-000.
-

Das Verhalten von *Cuniculus paca* (Rodentia, Dasyproctidae) in Gefangenschaft

von

C. KRAUS, M. GIHR und G. PILLERIHirnanatomisches Institut der Universität Bern
(Tierpsychologisches Laboratorium)

Mit 14 Abbildungen.

INHALT

Systematisch-biologische Einleitung	354
Eigene Beobachtungen	356
NAHRUNG UND NAHRUNGSERWERB	
Zusammensetzung der Nahrung	357
Futterstellen, Fressverhalten und Nagespuren	357
Trinkverhalten	359
Vorratsammeln	359
STOFFWECHSEL	
Harn, Kot, Erbrechen	360
Verhalten bei Harn- und Kotabgabe	360
AKTIVITÄT	
Wachperiode	361
Schlafverhalten	362
Schlafzeit und Schlaftiefe	362
Schlafplätze	362
Schlafstellung	362
Dösen	362

KÖRPERPFLEGE	363
LOKOMOTION	
Gehen	365
Kriechen	365
Sich Strecken	365
Galoppieren	366
Klettern und Springen	366
Schwimmen	366
Graben	366
NESTBAU	
Materialtransport	367
Bau und Pflege des Nestes	367
Nesthygiene	369
DER LEBENSRAUM	
Markierungsverhalten	369
Erkundung der Reviere	369
SOZIALES VERHALTEN	
Revierteidigung	371
Rivalenkampf	371
SPIELVERHALTEN	374
PSYCHOREAKTIVES VERHALTEN, ANGSTGEBÄRDEN	374
ÜBERSPRUNGBEWEGUNGEN	375
INTELLIGENZLEISTUNGEN	375
ANHANG (KÖRPER-, SCHÄDEL- UND HIRNMASSE)	375
DISKUSSION	377
ZUSAMMENFASSUNG	383
SUMMARY	385
RÉSUMÉ	386
LITERATUR	388

SYSTEMATISCH-BIOLOGISCHE EINLEITUNG

Cuniculus ist eine neotropische Gattung von Nagern mit einem Verbreitungsgebiet, das von Mexiko bis nach Argentinien reicht. MOOJEN (1952) erkennt zwei Formen von Paka: eine kontinentale, *C. paca paca* (L.) und eine insuläre Form, *C. paca mexianae* (HAGMANN), die sich osteologisch voneinander unterscheiden. CABRERA (1961) zieht für die Gattung den Namen *Agouti* (LACÉPÈDE) aus Prioritätsgründen vor und erfasst drei Formen: *A. paca paca* (L.) mit typischem Fundort in Cayena und französisch Guayana, *A. paca guanta* (LOEMBERG) aus dem Ecuador

und Südkolumbien und *A. paca mexicanae* (HAGMANN) von der gleichnamigen brasilianischen Insel. Diese Inselrasse zeigt eine geographisch bedingte Verkleinerung der Länge der Molarenzahnreihe, die auf Inzucht oder klimatische Verhältnisse zurückführbar wäre (KRUMBIEGEL 1955).

Nach ELLERMANN (1940) umfasst die Gattung 2 Artengruppen: eine *paca*—Gruppe (mit 7 Formen) und eine *taczanowskii*—Gruppe, die in den Andenwäldern beheimatete Bergpaka (mit 3 Formen). Nach anderen Autoren (s. ELLERMANN) würde es sich um zwei Subgenera handeln. Einige Forscher nehmen zwei Genera an, *Cuniculus* und *Stictomys* (HEINEMANN 1969). Genaue taxonomisch-zoogeographisch gerichtete, mit grossen Sammlungen durchgeführte Untersuchungen stehen jedoch für diese Gattung noch aus.

Der mehr gedrungene Körperbau ist sehr charakteristisch (Abb. 1, F-I und 14, A, C). Das borstenartige Fell ist oben spärlich, rötlich-braun und hellt sich mit dem Alter auf. An den Flanken finden sich jederseits fünf weisse Streifen, am Bauch ist das Fell gelblichweiss. Der Schwanz ist stummelartig. Die Durchschnittsgrösse dieser Nager liegt etwa bei 60 cm (maximal 70 cm, ♂) und 30-35 cm Körperhöhe. Das Gewicht schwankt zwischen 6,3-10 kg. Hervortretende grosse dunkle Augen, die blaue und gelbe Farbtöne zu unterscheiden vermögen (HEINEMANN 1955), kennzeichnen den relativ grossen, seitlich aufgetriebenen Kopf. Die mittelgrossen Ohren sind unbehaart, weich. Die Paka hat grössere innere Backentaschen, die in der Aushöhlung des Jochbeins liegen. Sie sind mit Schleimhaut überzogen. Da sie mit der Mundhöhle kommunizieren, können Speisereste darin aufbewahrt werden (BREHM 1893). Durch ihr relativ, geringes Fassungsvermögen dürften sie jedoch kaum die Bedeutung haben, die die Backentaschen bei anderen Nagerarten besitzen. Ausserdem finden sich bei Paka —und nur noch bei den nordamerikanischen Taschenratten (*Geomyidae*)—zwei äussere Backentaschen, die mittel seines längsverlaufenden Spaltes unterhalb des Jochbeins nach aussen münden. Sie haben etwa die Grösse einer Haselnuss und sind mit unbehaarter Haut überzogen. Bei den Taschenratten dienen die ausgedehnten äusseren Backentaschen der Speicherung und dem Transport von Nahrung. Die Funktion der kleinen äusseren Taschen bei der Paka ist bisher unbekannt.

Der kräftige Körper wird von stämmigen Gliedmassen getragen; die Vorderextremitäten besitzen 5 Finger, die Hinterextremitäten 5 Zehen. Zwei Paar Zitzen sind vorhanden.

Die Vermehrung der Paka findet im Juni-Juli, ein zweites Mal im Januar-Februar statt (MOOJEN 1952). Es wird nur ein Junges, ganz selten Zwillinge geboren, die lange im Nest verbleiben (Nesthocker?) und das Muttertier noch lange begleiten. Wasserliebend wie sie sind, bauen sie 1-2 m lange, mit mehreren Notausgängen versehene Höhlen in der Nähe der Flüsse, meist an bebuschten Ufern oder am Waldrand. Als gute Schwimmer können sie recht breite Flüsse ohne Mühe überqueren und suchen bei Gefahr oft im Wasser Zuflucht. Je abgelegener und

wilder die Gegend, desto häufiger trifft man die Paka. Scheu und flüchtig, meiden sie die Nachbarschaft menschlicher Siedlungen. Jung aufgezogen können sie leicht gehalten werden. Sie können in Gefangenschaft ein relativ hohes Alter erreichen. (Eine Paka im Washingtoner Zoo beispielsweise wurde 16 Jahre alt).

Diese spärlichen Angaben über die Biologie der Pakas entnehmen wir den Werken von BREHM (1893), KRIEG (1948), KRUMBIEGEL (1955), SANDERSON (1956). Auch die letzte Darstellung durch HEINEMANN (1969) enthält nichts wesentlich neues.

Aber auch über das Verhalten der Tiere in Gefangenschaft ist uns sehr wenig bekannt (PILLERI 1960, FREIHEIT 1965, HEINEMANN 1955). Zuchtversuche sind nicht so selten erfolgreich gewesen, doch wurden die genauen Verhältnisse hierüber nur kurz geschildert. Seit 1968 haben wir erneut Pakas in ihrem Verhalten zu untersuchen begonnen. Wir halten die folgenden Ergebnisse unserer Beobachtungen trotz der Lücke über das Paarungsverhalten—wir hatten nur ♀♀—für die Untersuchung mitteilenswert.

EIGENE BEOBACHTUNGEN

Diese beziehen sich auf zwei *Paca* (*paca paca* L.) aus Wildfang. Beide Tiere wurden uns durch Zwischenhändler vermittelt, ohne nähere Angaben über Alter und Fangort. Das etwa zweijährige ♀ Tier, im folgenden „Paka I“, wurde im Jahre 1959 angeschafft. Einige Beobachtungen über Paka I sind in einer früheren kurzen Arbeit wiedergegeben (PILLERI 1960). Diese Paka dürfte heute ein Alter von über 12 Jahren erreicht haben. Abgesehen von dem etwas helleren Fell und einer leichten Verminderung in ihrer Spontaneität ist das Tier bei guter Gesundheit. Das jüngere ♀, im folgenden „Paka II“, dürfte zur Zeit unserer Untersuchungen 2-3 Jahre alt gewesen sein. Es ist kurz danach gestorben. Angaben über das Körpergewicht und die Körper—,Schädel—und Hirnmasse dieses Tieres finden sich in Tab. 1-3. Beide Tiere waren der Umgebung weitgehend angepasst, waren jedoch auf den Menschen nicht geprägt und man konnte sie nur mit Vorsicht gelegentlich streicheln.

Die hier mitgeteilten Beobachtungen beziehen sich auf einen Zeitabschnitt von November 1968 bis Juni 1969.

Das nicht klimatisierte Gehege umfasst jeweils einen bedeckten Innenraum mit der Schlafkiste, der Futterstelle und einem Wassergefäß (Abb. 2). Der Boden ist mit Torf bedeckt. Die hier herrschende Temperatur schwankt zwischen 15-26°C. Durch eine kleinere Falltüre, die das ganze Jahr über geöffnet ist, gelangt das Tier in das angrenzende Freigehege, das bei Paka I einen schmaleren, mit Rasen bewachsenen und von einer Mauer umgebenen Auslauf darstellt, bei Paka II ein geräumiges, ebenfalls von einer Mauer eingeschlossenes Revier umfasst, in welchem sich ein grösseres, etwa 2 m tiefes Bassin und ein Hohlstamm befinden. Mehrere grosse Steine sind im Revier verteilt. Der Boden des Auslaufes ist mit

Kies bedeckt. Das Licht zweier Scheinwerfer, die an der Hauswand über den Ausseugehen angebracht sind und von oben herab das Revier taghell beleuchten, ermöglichen Beobachtungen bei Nacht.

NAHRUNG UND NAHRUNGSERWERB

Zusammensetzung der Nahrung

Das Futter wird täglich zwischen 9-11.00 Uhr im Gehege gegenüber der Schlafkiste deponiert. Gemischte vegetarische Kost wird geboten. Saftige Früchte wie Orangen, Mandarinen, Grapefruits, Zitronen, Tomaten, Wassermelonen und Trauben, Äpfel, Birnen und Bananen, aber auch Kuchen, Biscuits, vereinzelt dargebotene Zuckerstücke und rohe Eier werden gerne verzehrt. Zeitweilig fressen die Tiere auch sehr gerne hartes Brot und gekochte Kartoffeln, während sie Karotten, rote Bete, rote und weisse Rüben nur bei grossem Hunger verzehren. Sie beschnuppern Salat und verschiedene Gemüsesorten, knabbern sie an und verwenden sie dann als Nestmaterial (Abb. 3 A-H). Spanische und Haselnüsse werden gerne gefressen, Wallnüsse, Para- und Kokosnüsse bleiben jedoch oft liegen. Die Tiere verzehren zuweilen auch kleine Baumrindenstücke und junge Baumtriebe. Fleisch wird von den Pakas nie aufgenommen. Koprophagie besteht nicht. Als Flüssigkeit wird reichlich Wasser gegeben.

Futterstellen, Fressverhalten und Nagespuren

Die Tiere bevorzugen ganze Nahrungsstücke. Zerschnittene Äpfel, Rüben usw. bleiben bei genügender Auswahl meistens übrig. Es muss täglich frisches Futter geboten werden, da Nahrung, die länger als zwei Tage an der Futterstelle liegt, oft nicht mehr angenommen wird.

Die Nahrung wird stets an der gleichen Stelle deponiert und dort auch meistens gefressen. Daneben gibt es jedoch noch weitere bevorzugte Fress-Stellen, an welche die Tiere die Früchte einzeln transportieren. Ganz selten kommt es vor, dass sie die Nahrung überall im Innengehege verstreuen. Die Tiere wählen unter den verschiedenen dargebotenen Früchten aus. So beschnuppern sie z.B. einen Apfel, wenden sich ab, kehren wieder zurück und holen sich daraufhin eine Birne, an der sie kurz nippen. Sie lassen diese wiederum fallen und beginnen an einem Rübenschnitt zu nagen. Nach einigen Bissen wird auch dieser zugunsten einer saftigen Orange aufgegeben, die schliesslich ganz verzehrt wird.

Das beschnupperte und leicht angenagte Futter wird zu einem späteren Zeitpunkt vollends verzehrt. So holen sich die Tiere z.B. nacheinander den ersten, den zweiten und dritten Apfel, fressen jeweils einen nach dem andern zur Hälfte

auf und kehren zu Apfel „1“ zurück, um die übrige Hälfte zu verzehren. Mit dem letzten Rest Apfel begeben sie sich ins Nest.

Die Nahrung wird mit der Schnauze ausgewählt (Abb. 3A). Manchmal nimmt das Tier auch eine Vorderextremität zu Hilfe, um das Stück am Boden zu fixieren (Abb. 3C). Mit dem Oberkiefer wird die Nahrung gehalten und mit den Schneidezähnen des Unterkiefers zerkleinert (Abb. 3B). Kleinere Nahrungsstücke werden ganz in den Mund genommen. Für grössere Früchte und für Nüsse besteht eine besondere Fresstechnik. So beginnt Paka bei einer ganzen Orange von der Kuppe der Frucht die Schale zu entfernen und höhlt von dort ein Loch aus (Abb. 3A). Die kleinen Schalenstücke werden fallen gelassen. Nun frisst das Tier von dieser kleinen Oeffnung aus das Fruchtfleisch. Während die oberen Schneidezähne die Frucht halten und drehen, wird mit den Zähnen des Unterkiefers das Fleisch aus der Schale geschabt. Die Schale bleibt dabei zum grössten Teil erhalten (Abb. 1A). Von Zeit zu Zeit kehren die Tiere zur leeren Orangenschale zurück, um sie auszulecken. Äpfel werden in ähnlicher Weise verspeist. Meistens fressen die Tiere die Frucht von der Kuppe her an, bohren ein Loch durch die Schale und höhlen sie ganz aus. Das Kerngehäuse wird nicht verzehrt. Halbierter Früchte (Orangen, Äpfel, Birnen) werden gedreht, so dass die Schnittfläche nach unten zu liegen kommt. Von der gewölbten Seite aus wird die Frucht angenagt. Die noch ungeschälten Bananen werden mit der Schnauze geschnappt, aus dem Futterhaufen herausgezogen und vor sich hingelegt. Mit einer Vorderextremität (meistens mit der linken) hält das Tier die Frucht an dem einen Ende fest und löst mit den Zähnen vom anderen Ende her die Schale in einzelnen Streifen soweit ab, bis das Mark freiliegt. Mit den Schneidezähnen des Unterkiefers höhlt das Tier, wieder an einem Ende beginnend, nach und nach die ganze Frucht aus. Manchmal jedoch wird mit dem Nagen an beiden Enden begonnen und die Frucht jeweils zur Mitte hin ausgehöhlt. Zuweilen wird während des Fressens die Banane umgewendet und von der anderen Seite aus weitergefressen. Die Schalen der Bananen werden nicht verspeist. Karotten, Rüben und Stangenbrot nagen sie von einem Ende her bis zum anderen (meistens von links nach rechts), bis das Stück sukzessive aufgezehrt ist (Abb. 1B, 3C). In Scheiben geschnittene Karotten und Rüben werden von innen nach aussen ausgehöhlt, das Nahrungsstück dabei fortlaufend im Uhrzeigersinn gedreht. Gekochte Kartoffeln werden sehr gerne verzehrt, wobei die Schale — wenn überhaupt — erst zum Schluss verspeist wird.

Zum Oeffnen hartschaliger Früchte wenden Pakas eine besondere Nage- und Sprengtechnik an. Im ersten Fall wird ein Loch in die Nussschale geknackt und der Inhalt herausgeholt, mit Hinterlassen kleiner planloser Nagespuren. Es werden nicht die Pole, sondern immer nur die Breitseiten der Schalen benagt (Abb. 1C, E). Bei der Sprengmethode wirken die unteren Zähne wie Brecheisen. Sie sprengen die Schalen an einer beliebigen Stelle in zwei Hälften. Die Sprengfurchen verläuft

annähernd parallel zum Faserverlauf der Schale (Abb. 1, D). Die Schale roher Eier wird aufgebrochen und der Inhalt, insbesondere das Eigelb, aufgeschlürft.

Neben einer ausgiebigen Hauptmahlzeit unterbrechen kleinere Zwischenmahlzeiten tagsüber die Schlafperiode (Tab. 4). Zwischen 22.00 bis 8.00 Uhr in der Frühe des folgenden Tages ist die grösste Fressaktivität feststellbar. Während dieser Zeit wird meistens die ganze dargebotene Futtermenge aufgefressen. Zwischen 14.00 bis 16.00 Uhr zeigen die Tiere die geringste Fresslust. Sie steigt zwischen 17.00 und 20.00 Uhr wieder an.

Trinkverhalten

Täglich wird frisches Trinkwasser in einem flachen Metalltrog bereitgestellt. Da die Tiere im allgemeinen saftige Nahrung erhalten, ist die zusätzliche Flüssigkeitsaufnahme gering. Vereinzelt erfolgt die Aufnahme von Wasser vor, während oder nach einer Mahlzeit. Dabei schlürfen die Tiere mit vorgeneigtem Kopf geräuschvoll die Flüssigkeit aus dem Trog durch ihre Zähne. Es handelt sich hier demnach nicht um eine Auflecken, sondern eher um ein An- bzw. Aufsaugen des Wassers. Das Trinken ist von einem deutlichen Zähnewetzen und -klappern begleitet. Manchmal treten die Pakas auch an den Trinknapf, um kurz ihre Schnauze zu befeuchten und wenden sich dann ohne zu trinken wieder weg.

Vorratsammeln

Die Pakas sind keine Horter. Sie nehmen zwar gerne Gemüse und Salatblätter und schichten sie vor dem Eingang des Nestes — vermengt mit Heu — auf (Abb. 3F-H). Es macht aber eher den Eindruck, als ob dies zum Nestmaterial gehört.

TABELLE 4

*Anzahl der Mahlzeiten während verschiedenen Zeitabständen
(je 35 Beobachtungen während der Zeit vom 27.11.1968 bis 17.2.1969)*

Tier	Zeit	22.00 bis 08.00	10.00 bis 12.00	14.00 bis 16.00	17.00 bis 20.00
Paka I	Hauptmahlzeit	35	—	—	—
	Zwischenmahlzeiten	—	20	14	29
Paka II	Hauptmahlzeit	33	—	—	—
	Zwischenmahlzeiten	—	10	9	23

Oft schleppen die Tiere einzelne Früchte, Rüben, Karotten, Äpfel und Brot vor den Nesteingang (Abb. 3D, E). Grössere Nahrungsdepots werden aber nie angelegt. Es kommt zuweilen vor, dass die Tiere kurz aus ihrer Schlafkiste zur Futterstelle gehen, um gleich darauf mit einem Apfel im Maul zu ihrem Nest zurückzukehren und weiter zu schlafen. Auch nach einer ausgiebigen Mahlzeit oder vor einer längeren Schlafphase nehmen sie öfters 1-2 Früchte oder Brotreste mit ins Nest. Diese Nahrungsstücke sind anderntags jedoch immer verzehrt.

STOFFWECHSEL

Harn, Kot, Erbrechen

Die tägliche Harnmenge beträgt ca. 300 cm³. Die Färbung des Harns ist je nach Nahrung verschieden, hellgelb bis rötlich. Bei Paka II kommt es aus ungeklärten Gründen in den ersten 3 Monaten zeitweilig zu einer weissen Auskristallisation des Harnes. Der Geruch der Kristalle ist sehr penetrant. Nach einiger Zeit verschwindet diese Art der Harnabgabe ohne besonderes Dazutun. Wie Abb. 4 zeigt, sondern die Tiere meistens zwischen 22.00 und 8.00 Uhr Harn ab. Von total 43 Beobachtungen uriniert Paka I 40 mal. Bei Paka II kommt es dagegen nur 32 mal zur Urinabgabe. Dieses Harnverhalten tritt unabhängig von äusseren Einflüssen und der Zusammensetzung der Kost auf.

Eine durch Herrn Kollegen Dr. med. T. De Monte, Laboratorio ricerche biochimico-mediche in Trieste durchgeführte Harnuntersuchung (mit Cialit konservierter Harn) von Paka II ergab folgenden Befund: Reaktion: alkalisch; spez. Gewicht: 1016; Albumin: Spuren; Glukose, Aceton, Gallensalze und Pigmente, Blut: keines; Stickstoffhypobromit 5,41 g%; Kreatinin 0,3 mg%; Sediment: reichliche Mikroflora; Ca-Oxalatkristalle.

Der Kot ist verschieden geformt. Die einzelnen Kotwürste sind ca. 3-7 cm lang, meistens aus einzelnen Bohnen zusammengesetzt, die sich im Wasser nach und nach voneinander lösen. Die Kotwurst kann auch relativ glatt sein, was besonders in Angstsituationen, aber auch im Normalfall zu beobachten ist. Paka II setzt manchmal schmale, langgestreckte Kotpillen ab (Abb. 6F, G). Die Farbe des Kotes ist nahrungsabhängig und variiert von hell- bis dunkelbraun. Erbrechen kann nur gelegentlich beobachtet werden. Das Tier führt würgende und zuckende Bewegungen aus, bis eine breiige, schleimige Masse zum Vorschein kommt. Die Gründe für dieses Erbrechen konnten nicht festgestellt werden und die Frage bleibt offen, ob es sich um einen physiologischen Vorgang handelt.

Aus Abb. 5 geht hervor, dass die Kotabgabe in der Hauptsache in den Nachtstunden, zwischen 22.00 und 8.00 Uhr, erfolgt. In seltenen Fällen wird auch tagsüber Kot abgegeben, besonders zwischen 17.00 bis 20.00 Uhr. Paka II gibt weniger häufig sowohl Urin als auch Kot ab. Bei total 44 Beobachtungen kotete

Paka I in 41, Paka II hingegen nur in 33 Fällen. Letztere kotete oft 2-3 Tage nicht, obwohl ihr die gleiche Kost wie Paka I geboten wurde. Die Kotzeiten korrelieren in etwa mit den Zeiten der Harnabgabe. Der Hauptaktivitätsphase, die in die Abend- und Nachtstunden fällt, geht intensive Nahrungsaufnahme, Harn- und Kotabgabe unmittelbar voraus.

Verhalten bei Harn- und Kotabgabe

Bei genügender Reviergrösse wird Harn und Kot nie im Nest abgegeben. In der Regel urinieren die Tiere vor der Kotabgabe. Der Harn wird meistens in den Wassertrog, ganz selten einmal ausserhalb des Behälters abgegeben. Die Tiere durchqueren dabei sehr oft zuerst 1-2 mal den Wassertrog, bleiben zum Urinieren dann mit den Vorderbeinen und einem Hinterbein im Trog stehen, während die andere Hinterextremität abgespreizt und auf dem Fussboden des Geheges aufgesetzt wird (Abb. 6A, B). Der Rücken ist leicht gekrümmt, wodurch das Abdomen etwas angehoben wird. Manchmal stehen die Tiere zur Harnabgabe auch mit beiden Hinterextremitäten im Wassertrog. Während der Harnabgabe ist die Aufmerksamkeit für Vorgänge in der Umgebung herabgesetzt. Nach dem Urinieren steigt das Tier aus dem Trog, wendet sich um und beschnuppert das urinhaltige Wasser.

Beide Tiere geben auch in Angstsituationen Urin ab. Ferner markieren sie mit Harn ihren Aktionsraum.

Das Koten erfolgt — wie bereits erwähnt — erst und dann meist unmittelbar nach der Harnabgabe (Abb. 6C). Die Körperhaltung ist dabei ähnlich wie beim Urinieren. Die beiden Tiere benützen unterschiedliche Kotplätze. So kotete Paka I meistens in den Wassertrog des Innengeheges (Abb. 2), selten daneben, nie aber im Freigehege. Die ins Wasser abgegebene Losung wird — ähnlich wie der Harn — anschliessend beschnuppert (Abb. 6 D, E). Paka II kotete nie ins Wasser. Sie benützte sowohl im Innen- als auch im Freigehege dazu eine besondere Kotecke (Abb. 13). Bei Offenhalten des Zuganges zum Freigehege kotete sie nur noch draussen. In Angstsituationen wird von den Tieren auch Kot abgegeben.

AKTIVITÄT

Wachperiode

Der Schlaf-Wachrhythmus der Pakas ist polyphasisch. Mehrmals wechseln die Tiere innert 24 Stunden von Ruhe in den Aktivitätszustand über. Doch kann man sagen, dass sie hauptsächlich nachtaktive Tiere sind.

Unter der Wachperiode verstehen wir die Aktivität ausserhalb des Nestes. Die Zeit, welche die Tiere in wachem Zustand in der Schlafkiste mit Körperpflege, Nestbau etc. verbringen, entzieht sich unseren Beobachtungen. Vom Tagesschlaf

gehen sie in den späten Nachmittagsstunden zur Aktivität über. In dieser Phase können die Tiere äusserst behende sein. Sie springen flink über grosse Steine, nagen Aeste an, graben und scharren Material aus hohlen Baumstämmen.

Tagsüber sind die Pakas wenig aktiv, der Tagesschlaf wird nur für kurze Zeit unterbrochen. Während dieser kurzen Aktivitätsphasen nehmen sie etwas Nahrung zu sich. Auch das Wetter beeinflusst den Schlaf-Wachrhythmus. Bei einer Föhnlage oder vor dem Einbruch einer Wetterfront ist das ältere Tier (Paka I) besonders unruhig und zeigt auch tagsüber erhöhte Aktivität.

Schlafverhalten

a) *Schlafzeit und Schlaftiefe*

Kleinere Schlafpausen unterbrechen die Aktivitätsphase. Bei insgesamt 21 Beobachtungen sind die Tiere in 15 Fällen zwischen 20.00 - 01.00 Uhr wach, in 6 Fällen schlafend. Davon ist dreimal eine Schlafphase um 20.00 Uhr, zweimal um 22.00 Uhr und einmal um Mitternacht zu beobachten.

Die grösste Schlaftiefe fällt in die frühen Vormittags- und Nachmittagsstunden (Abb. 7). Bei allen 35 Beobachtungen (pro Tier) schlafen die Tiere um 8.00 Uhr. Die Schlaftiefe nimmt dann gegen 17.00 Uhr ab. Der Schlaf ist beim jüngeren Tier (Paka II) besonders tief. Lautes Rufen vermag sie oft nicht aus dem Schlaf zu locken. Streift man das Nest oder durchquert das Innengehege, so erwacht sie nicht. Auch durch Wegnahme des Nestmaterials am Kisteneingang ist sie nicht aufzuwecken. Erst durch das Umkehren der Schlafkiste wird sie aufgescheucht.

b) *Schlafplätze*

Als Schlafstelle benutzen die Pakas mit Vorliebe eine bereitgestellte Holzkiste; fehlt diese oder wird sie vorübergehend entfernt, nisten sie sich in einer Ecke des Innengeheges ein. Die Schlafstellen werden mit weichem, wärmendem Polstermaterial (Holzwolle, Laubblätter) ausgestattet.

c) *Schlafstellung*

In Schlafstellung liegen die Tiere meistens leicht zur rechten oder linken Körperflanke geneigt. Der Körper ist etwas eingerollt, die Gliedmassen sind gebeugt und in liegender Stellung nicht mehr sichtbar. Beim Schlafen ruht der Kopf, nach vorne ausgestreckt, auf dem Nestpolster oder ist leicht nach rechts oder links hinten umgebogen (Abb. 6H, 8b, d, e). Die Tiere schlafen teils mit offenen, teils mit geschlossenen Augen.

d) *Dösen*

Nach dem Fressen und nach dem Nestbau dösen die Tiere oft. Die Augen sind dabei ebenfalls geöffnet, Die Haltung dösender Tiere kann sehr variabel sein (Abb. 6 I, 8a, f).

1. Ihre Körperlage ist ähnlich wie bei der Schlafstellung. Nur ist der Körper nicht so stark zur Seite geneigt. Der Kopf ist dabei erhoben (Abb. 8a).
2. Das Tier liegt auf dem Bauch, die Beine sind gebeugt. Der Körper ist nicht eingerollt. Der Kopf wird nach vorne gestreckt (Abb. 8c).
3. Die Tiere sitzen auf ihren hinteren Extremitäten, während die vorderen gestreckt sind. In dieser Stellung verharren sie unbeweglich (Abb. 8f).
4. Sie stehen auf Vorder- und Hinterextremitäten oder sitzen auf den Hinterbeinen, während die Vorderextremitäten gestreckt sind und lassen den Kopf nach unten hängen. Besonders häufig dösen die Tiere so auf ihrer Schlafkiste (Abb. 6 I).

Während der dösenden Phase ist die Reaktionsbereitschaft der Tiere ziemlich stark herabgesetzt.

Der Aktivitätsrhythmus von Paka in Gefangenschaft gliedert sich in groben Zügen folgendermassen:

1. *Schlafphase* (Dauer etwa 10 h, von ca 7.00 - 17.00 Uhr, von kleineren Aktivitätsphasen unterbrochen).
2. *Wachphase* (Dauer etwa 14 h, von 17.00 - 7.00 Uhr, von kleineren Schlafperioden unterbrochen).
 - a. Verlassen der Schlafkiste um ca 17.00 Uhr.
 - b. Fressen
 - c. Urinieren
 - d. Koten
 - f. Fressen, kurzer Gang ins Freigehege (2-3 Min.)
 - g. Freigehege, herumspringen, spielen, schlüpfen in Holzstämme usw.
ca. 17.30 h
 - h. Rückkehr in den Stall
ca. 17.35 h
 - i. Bauen am Nest
ca. 17.35 - 18.00 h
3. Dösen im Innengehege, vorwiegend auf der Schlafkiste.

KÖRPERPFLEGE

Diese erfolgt z.T. im Nest, noch vor dem Fressen; meistens jedoch setzt sie nach ausgiebigem Fressen und nach Materialtransport ein. Gewöhnlich stehen die Pakas während der Körperpflege auf allen vier Extremitäten. Im Nest hingegen wird das Putzen auf den Hinterbeinen sitzend vorgenommen.

Ausser bei der Gesichtswäsche, haben die einzelnen Putzhandlungen keine regelmässige Reihenfolge, so dass sie nicht immer alle hintereinander ablaufen. Am häufigsten werden die Vorderpfoten und das Gesicht gereinigt.

Ein einfacher, von der Gesichtswäsche unabhängiger Bewegungsablauf ist das Reinigen der Hände durch Belecken (Abb. 9G). Es wird abwechselnd die rechte, dann die linke Vorderextremität geputzt. Dabei wird das Vorderbein leicht angehoben und gegen die Schnauze geführt. Nach Art der Katzen reinigt das Tier durch Lecken die dorsale und mediale Fläche der Hand. Das Belecken der Vorderpfoten kann sowohl im Nest als auch während oder nach dem Fressen oder nach Materialtransport beobachtet werden.

Dem Belecken der Hand folgt zuweilen ein rasches Bestreichen der vorderen dorsalen Schnauzenpartie (Abb. 9 I). Dabei streicht das Tier von hinten nach vorne mit der medialen Fläche beider Vorderpfoten oder abwechselnd mit der linken bzw. rechten Hand in schnellen Bewegungen von den vorderen Vibrissen bis zur Schnauzenspitze. Die Finger sind hierbei adduziert. Diesem Vorgang folgt zuweilen ein Schütteln des Tieres.

Bei der Gesichtswäsche sind mehrere, hintereinander ablaufende Bewegungen zu beobachten. Die Reinigung des Gesichtes wird hauptsächlich nach dem Fressen — auf den Hinterbeinen stehend — vorgenommen. Das Tier hebt dabei den Oberkörper und führt die Vorderbeine gegen das Gesicht (Abb. 9 H-K). Die verschiedenen Kopfparten werden von hinten nach vorne gereinigt. Das Tier benützt zum Putzen die mediale Partie der Vorderpfoten, die Finger sind dabei adduziert (Abb. 9 I). Die erste Etappe der Reinigung erstreckt sich auf die vorderste Schnauzenpartie, die von den vorderen Vibrissen bis zur Schnauzenspitze reicht. Danach wird eine grössere Partie, hinter den Vibrissen beginnend und schliesslich das ganze Gesicht gereinigt. Dabei holen die Tiere mit den Pfoten bis weit nach hinten aus und streifen damit über die Ohren, die hinteren Vibrissen und über die geschlossenen Augen bis vor zur Schnauzenspitze. Jede dieser Reinigungsbewegungen geschieht mehrmals (2-3 mal) hintereinander und wechselt in schneller Folge.

Bei den Pakas kann auch ein sich Dehnen und Strecken beobachtet werden. Dies erfolgt zuweilen im Anschluss an das Reinigen der Hände, oft tritt es aber auch unabhängig auf nach dem Fressen oder nach langem Schlaf sowie beim Umherwandern im Gehege. Im Gehen streckt das Tier entweder die rechte oder linke Hinterextremität weit nach hinten, der leicht gewölbte Rücken wird dabei tief nach unten durchgebogen.

Putzbewegungen treten auch in Konfliktsituationen auf. Das Tier hebt, auf den Hinterbeinen stehend, den Oberkörper und putzt mit beiden Vorderpfoten die vordere Schnauzenregion in der üblichen Weise. Die Hände werden dabei wiederum von hinten nach vorne über die Schnauze geführt. Mit den Hinterextremitäten werden keine Putzbewegungen ausgeführt. Ein Reinigen von Brust und Bauch konnte nicht beobachtet werden.

Neben den Putzbewegungen führen Pakas oft auch Kratzbewegungen aus (Abb. 9A-F). Sie gehören jedoch nicht zum eigentlichen Putzverhalten, sondern

treten ganz unabhängig davon auf. Das Tier vermag sowohl mit der vorderen als auch hinteren Extremität zu kratzen. Die Extremitäten der rechten Körperseite werden dazu hauptsächlich benützt, doch kommen auch linksseitige Kratzbewegungen — wenngleich seltener — vor. Unter starker Beugung des Rumpfes wird mit den Krallen der hinteren Extremität an der Körperflanke, auf dem Rücken oder hinter den Ohren in kurzen, raschen Bewegungen gekratzt (Abb. 9A-E). Die Zehen sind dabei adduziert. Beim Reiben der Körperflanke wird der Kopf tief nach vorne-unten geneigt, beim Kratzen dorsaler Körperpartien hält ihn das Tier seitlich oder leicht nach hinten gebogen, der kratzenden Extremität entgegen. In selteneren Fällen benützen die Pakas die Krallen der hinteren Extremität zum Kratzen, so beim Reiben der zwischen den Ohren gelegenen Kopfpattie oder der Kopfunterseite. Die seitlichen und dorsalen Körperregionen, aber auch caudale Bauchpartien werden mit der Vorderpfote gekratzt (Abb. 9F). Während das Vorderbein die Kratzbewegungen ausführt, ist der Rücken wiederum stark gekrümmt und der Kopf tief nach vorne-unten geneigt.

Mit der Hand des Vorderbeines erreicht das Tier weit dorsal gelegene Körperregionen, so dass ohne Mühe auch die Rückengegend gekratzt werden kann. Beim Kratzen mit der Vorderpfote benützt das Tier stets die Krallen. Die Bewegungen erfolgen rasch und kurz.

LOKOMOTION

Bei den Pakas lassen sich folgende Arten der Fortbewegung unterscheiden:

a) *Gehen*: Der Schritt wechselt vom Passgang bis zum reinen Kreuzgang, wobei sehr häufig Zwischenstufen vorkommen. Bei ruhigem, ungestörtem Schritt auf vertrauten Pfaden wird mehr oder weniger der Passgang bevorzugt (Abb. 10A). Aber schon bei leicht beschleunigtem Gehen und in Kurven wechselt der Passgang in den Kreuzgang über (Abb. 10B). In neuem, unbekannten Gelände verhält sich das Tier äusserst vorsichtig und zögernd. Das rechte Vorderbein wird angehoben, die Finger adduziert. Eine Weile verharrt das Tier reglos, lauscht, beginnt manchmal zu schnuppern, setzt dann vorsichtig das erhobene Vorderbein auf den Boden auf und schreitet langsam im Passgang weiter. Der Kopf ist nach vorne unten geneigt.

b) *Kriechen*: Bei dieser Art der Fortbewegung beugt das Tier Ellbogen und Fersengelenke (Abb. 10C). Der Körper ist ziemlich gestreckt und tief am Boden, der Kopf nach vorne unten geneigt. Das Tier bewegt sich langsam im Passgang vorwärts.

c) *Sich Strecken*: Während das Tier ruhig vorwärtsschreitet, streckt es sich plötzlich, indem es beide Vorderbeine in paralleler Haltung nach vorne ausstreckt

und auf den Boden stemmt. Eine der Hinterextremitäten (entweder die rechte oder linke) wird weit nach hinten ausgestreckt, so dass die Fusssohle vom Boden abgehoben wird; die Zehen der gestreckten Hinterextremität sind adduziert. Das andere Hinterbein setzt mit abduzierten Zehen auf dem Boden auf (Abb. 10D).

d) *Galoppieren*: Die Tiere galoppieren bei Flucht und Verfolgung. Diese Gangart besteht aus einer Serie von Sprüngen. Die Hinterbeine greifen bis zum Ansatzpunkt der Vorderbeine. Der stark gekrümmte Körper wird extrem gestreckt. Erneut setzen die Hinterbeine unter starker Krümmung des Körpers beim Ansatzpunkt der Vorderextremitäten auf, während die Vorderbeine im Sprung nach vorne stossen (Abb. 10F, G). So legt das Tier in kurzer Zeit grosse Strecken zurück.

e) *Klettern und Springen*: Die Pakas sind keine ausgesprochenen Kletterer, doch können sie mühelos auf Gegenstände der Umgebung steigen. Sie richten dabei ihren Körper senkrecht auf und stemmen sich mit den Vorderbeinen gegen den betreffenden Gegenstand (Abb. 10E). Die Finger der aufgestützten Handflächen sind stark abduziert. Das gesamte Körpergewicht lastet auf den gespreizten Zehen der gestreckten Hinterbeine. Mit den Krallen der Vorderbeine halten sie sich am Gegenstand fest und ziehen behende den Körper und die Hinterbeine nach. Auf diese Weise erklimmen sie Stufe um Stufe.

Bei grösseren Höhen setzen die Tiere aus der aufrechten Stellung zum Sprung an. Ohne Anlauf können sie Höhen von $\frac{1}{2}$ bis 1 m überwinden oder aus solcher Höhe mühelos herunterspringen. Selbst Tiere, die seit Jahren ohne Training sind, verlieren diese Gewandtheit im Springen nicht.

f) *Schwimmen*: Die Pakas gelten als gute und ausdauernde Schwimmer. Trotz des grossen Wasserbeckens konnten wir jedoch nie — auch in der wärmeren Jahreszeit nicht — eines unserer Pakaweibchen schwimmen sehen. Sie gingen höchstens bis an den Rand des Bassins.

g) *Graben*: Diese Tätigkeit ist bei Tieren in Gefangenschaft fast total verkümmert, obwohl die Beschaffenheit der Gehege genügend Gelegenheit dazu bot. Nur ein einziges Mal wurde von Paka I ein Grabloch von ca 30 cm im Durchmesser und 20 cm Tiefe ausgehoben. Zum Graben in der Erde werden neben den Vorderextremitäten auch die Zähne benutzt.

NESTBAU

Im Innengehege der beiden Tiere befindet sich jeweils eine leere Kiste, die etwa 30 cm breit, 50 cm lang und 30 cm hoch ist. Der Boden der beiden Innengehege ist mit Torf ausgelegt. Daneben sind Stroh, Laub, Heu und Aeste bereit-

gestellt. Wenn die Tiere zum erstenmal ins Innengehege gebracht werden, erkunden sie das neue Revier und wählen die Holzkiste sofort als Schlafplatz aus. Diese ist von diesem Zeitpunkt an der heftigst verteidigte Platz des Reviers und bei Gefahr der sicherste Zufluchtsort. Werden die Schlafkisten einmal gegenseitig ausgetauscht, so wird der Nestinhalt aus der Kiste herausgeschoben und mit frischem ersetzt.

a) *Materialtransport*

Pakas verwenden zum Materialtransport und Nestbau ausschliesslich das Maul und die Schnauze. Zuerst wird Torf an und in die leere Kiste geschoben. Grosse Mengen des bereitliegenden Heues und Strohes bringen die Tiere im Maul zu ihrem Nest oder schieben es mit der Schnauze dorthin (Abb. 11B—G). Ist der Heu- oder Strohballen zu gross, so wird mit diesem so lange im Gehege herumgewandert, bis eine kleine Menge sich löst. Manchmal wird dies auch durch Umherzerren um einen in der Mitte des Geheges stehenden Eisenträger erreicht. Sobald sie eine beträchtliche Menge an Material im Maul haben, bringen sie es zur Schlafkiste. Grüne Salat- und Gemüseblätter werden auch zum Nestbau verwendet (Abb. 3H), Aeste hingegen werden kaum gebraucht. Findet das Tier bei seinen Erkundungszügen durch das Labor Zeitungen und Lumpen, so nimmt es auch diese mit ins Nest. Das Papier wird mit den Füßen fixiert, mit der Schnauze zusammengefaltet und im Maul wegtransportiert. Nach und nach sammelt sich immer mehr Material vor der Schlafkiste an, bis ein etwa 40 cm langer Wall vor dem Nesteingang entsteht (Abb. 12 I).

Das Innere der Schlafkiste ist mit der Zeit fast ganz mit Material angefüllt, nur eine Schlafnische bleibt frei.

b) *Bau und Pflege des Nestes*

Die Bautätigkeit ist von der Aussentemperatur abhängig. In kälteren Jahreszeiten ist der Wall vor dem Nesteingang grösser als bei wärmerem Klima. Bei einer Aussentemperatur von -10° bis -15°C bringt Paka I sogar Heu vor die offene Falltüre, die ins Freigehege führt, um den Innenraum gegen die Kälte abzudichten. Bei wärmerem Klima nimmt sie das Heudepot wieder von der Türe weg und schleppt es zur Schlafkiste.

Zum Nestbau wird kein bestimmtes Material bevorzugt. Eine gerichtete Materialschichtung besteht nicht. Im Laufe der Zeit ist das grobe Nestmaterial durch das häufige Hin- und Hergeschlepptwerden und durch die Körperreibung fein zerkleinert. Am Nest wird immer umgebaut, Material davon entfernt, im Gehege herumgetragen und dann wieder ins Nest gestopft (Abb. 11C—F). Von neuem geht das Tier auf Suche, trägt das frisch gesammelte Bündel eine Zeitlang

im Revier herum und stopft es schliesslich wieder in die Schlafkiste. Das Sammeln, Herumtragen und Hineinstopfen von Nestmaterial wird öfters hintereinander in der gleichen Reihenfolge durchgeführt.

Paka I zeigt oft eigene Nestbaubewegungen. Sie sammelt mit ihrem Maul Nestmaterial, springt auf das Dach der Schlafkiste und wirft das Heu oder Stroh von oben herab vor den Eingang des Nestes oder stopft es von oben hinein (Abb. 12B, H), Manchmal deponiert sie ein Heu- oder Strohbündel vor dem Nesteingang, springt dann von rechts auf die Schlafkiste und angelt sich von oben her weiteres Material, das sie im Maul behält. Nun wendet sie mehrmals abwechselnd den Kopf nach rechts und links, ohne das Heu oder Stroh fallen zu lassen. Schliesslich wird das Bündel sorgsam von oben her vor den Eingang gelegt (Abb. C—H). Es kommt auch vor, dass sie sich um sich selbst dreht und das Heubündel dabei im Maul behält. Dann springt sie plötzlich von der Schlafkiste herab und wandert — immer mit dem Heu im Maul — im Gehege herum. Ab und zu streckt sie den Kopf zum Nesteingang hinein, gibt das Heu aber nicht ab, sondern wandert erneut damit weiter (Abb. 11D, F). Schliesslich deponiert sie das Bündel vor dem Nesteingang.

Bevor das Tier die Schlafkiste verlässt, wird immer wieder von innen gegen den Wall, der den Eingang verschliesst, gestossen. Dann zwingt es sich zuerst mit dem Kopf heraus (Abb. 11A). Die Vorderextremitäten werden nach vorne, die Hinterextremitäten nach hinten gestreckt. Der ganze Körper wird extrem gedehnt, als ob das Tier sich durch eine kleinste Oeffnung zwingen müsste (Abb. 12A). Es wird immer der gleiche, an der rechten Seite der Schlafkiste liegende Ausgang benützt, der gleichzeitig auch als Eingang dient. Sowohl nach dem Verlassen des Nestes als auch nach der Rückkehr ins Nest wird das Schlupfloch wieder sorgsam mit Heu verstopft. (Abb. 12 I).

Am 30.1.1969 wurde die Schlafkiste von Paka I versuchsweise entfernt und im Innengehege zusätzlich Holzwolle, Heu, Laub, Stroh und Aeste bereitgestellt. Schon nach einem Tag hatte das Tier in der rechten hinteren Ecke die Holzwolle zu einer Mulde geformt, die es später mit etwas Heu und danach mit einer Lage Laub auspolsterte. Ein grosser Heuballen links von der Schlafstelle verdeckte zur Hälfte die Oeffnung der Falltüre und versperrte von hier aus den Zugang zum Freigehege. Nach zwei Tagen hatte Paka sich von der Schlafstelle aus durch wiederholtes Bohren einen schrägverlaufenden Durchgang ins Freigehege geschaffen, den sie von nun als Ausgang benützte (Abb. 12K). Das Tier kehrte jedoch nicht auf demselben Wege sondern seitlich vom Heuballen durch die Falltüre ins Innengehege zurück. Ein- und Ausgang waren hier also getrennt voneinander, im Gegensatz zur Schlafkiste, bei der dasselbe Schlupfloch als Ein- und Ausgang diente. Als dem Tier die Holzkiste zurückgegeben wurde, zog es diese als Schlafplatz vor.

c) *Nesthygiene*

Wie bereits erwähnt, wird Harn und Kot stets ausserhalb des Nestes an bestimmten Orten des Innen- oder Aussengeheges abgegeben.

DER LEBENSRAUM

Markierungsverhalten

Die Pakas markieren Boden und Gegenstände ihres Reviers mit Harn. Die Harnspuren bestehen meistens aus Tropfen, gelegentlich aber auch aus sehr grossen Harnlachen. Beide Tiere setzen im grossen Labor (Abb. 13), das sie abwechselnd einzeln als Aktionsraum benützen können, an denselben Stellen ihre Harnmarken. Neu hinzugekommene Gegenstände des Reviers (Kisten, Stühle etc.) werden beschnuppert und sofort markiert. In relativ kurzer Zeit bilden sich im grossen Labor „Duftstrassen“ heraus (1—4, Abb. 13), auf denen die Tiere mehrmals hintereinander und meist in der gleichen Folge durch den Aktionsraum wandern. Bestehen diese Wege einmal, so werden sie immer wieder — selbst nach Wochen noch — als Wechsel benützt.

Erkundung des Innenreviers

Nachdem Paka I 10 Jahre lang in einem Arbeitsraum des alten Institutes gehalten war (PILLERI 1960), wurde sie am 12.11.1968 in ihrem alten Schlafkäfig ins neue Institut verbracht. Während des Transportes, der nur 10 Minuten dauerte, war das Tier sehr unruhig.

Ueber das weitere Verhalten vermerkten wir im Protokoll folgendes: Der im Laboratorium des neuen Institutes abgestellte Käfig (Abb. 13C) wird um 15.00 Uhr geöffnet. Die Türe ins Innengehege, sowie die ins Freigehege führende Falltüre stehen ebenfalls offen. Nach etwa 5 Minuten beginnt Paka I das neue Revier zu erkunden. Sie begibt sich zögernd nach rechts und markiert bei A (Abb. 13) die Ecke mit Harn, verweilt dort einige Minuten ruhig und setzt dann ihre Wanderung entlang der Wand des Laboratoriums fort. Schliesslich tritt sie ins offene Innengehege ein, begibt sich dort zu der bereitstehenden neuen Schlafkiste und beschnuppert diese erregt. Nach kurzem Gang ins Freigehege beschnuppert sie erneut die ihr fremde Schlafkiste und stellt sich — nachdem sie nochmals einige Minuten im Freigehege war — beruhigt unter die Heizung. Sie verweigert die bereitgestellte Nahrung und klappert beim Hinstellen des Wassertroges mit den Zähnen. 15.20 Uhr wird die Türe des Innengeheges geschlossen. Paka I bleibt hinter der Schlafkiste stehen und beruhigt sich allmählich. 15.25 Uhr: Das Tier beschnuppert die Futterstelle und den Wassertrog. Anschliessend steckt es 3—4 mal den Kopf in die neue Schlafkiste hinein. Paka I reagiert auf die ver-

schiedensten Geräusche der Umgebung. Sie beginnt schliesslich, sich mit der rechten und linken Vorderpfote Maul, Vibrissen und Augen zu putzen und kriecht daraufhin bis zur Brust in die Schlafkiste. Kurz danach schnappt sie sich den ersten Apfel von der Futterstelle, frisst ihn aber nicht, sondern lässt ihn neben dem Futternapf liegen.

Nach mehrmaligem Beschnuppern der Umgebung schlüpft sie (15.45 Uhr) zum ersten Mal ganz ins Nest hinein, wendet sich rasch und erscheint wieder mit dem Kopf voraus. Sie setzt sich nun unter die Heizung und döst. 17.45 Uhr frisst Paka I zum ersten Mal einen Apfel. Einige Kartoffeln liegen verstreut und halb zerdrückt umher. Gegen 20.00 Uhr hat sie den grössten Teil der Nahrung verzehrt. Die Kälte hindert sie, ins Freie zu gehen. Beim Schliessen der Falltüre klappert sie kurze Zeit mit den Zähnen.

13.11.1968: 8.00 Uhr. Paka I schläft in der neuen Schlafkiste, mit dem Kopf gegen die Oeffnung. Das bereitgestellte Futter ist aufgezehrt. Neben dem Wassertrug sind Losungen abgesetzt.

Am gleichen Tag wird Paka II auf dem Luftweg von London geschickt und kommt gegen 16.30 Uhr im Institut an. Anfänglich knurrend und bellend, beruhigt sie sich rasch und frisst die dargebotenen Früchte. 16.50 Uhr wird das Tier aus der Transportkiste entlassen. Es läuft im grossen Labor herum, bellt kurz, schnuppert und fühlt sich bald heimisch. Als das Innengehege von Paka I geöffnet wird, dringt Paka II in deren Revier ein und frisst sogleich an der Futterstelle. Gleich darauf erobert sie sich die Schlafkiste von Paka I; es kommt dadurch zum ersten Rivalenkampf, den Paka II gewinnt. Sie besetzt endgültig die Schlafkiste ihres Gegners und lässt sich nicht mehr daraus vertreiben.

Erkundung des Aussenreviers

Wie im Laboratorium so bilden sich mit der Zeit auch in den Freigehegen bestimmte Hauptwechsel heraus, die von den Pakas regelmässig begangen werden. Da das Freigehege von Paka I nur eine grasbewachsene schmale, langgezogene Parzelle ist, sind dem Tier nicht viele Variationsmöglichkeiten geboten. Das Tier benützt in der Hauptsache nur einen Wechsel, der sich vom Innengehege aus der rechten Wand des Freigeheges entlangzieht, an dessen Ende umbiegt und entlang der linken Wand zum Innengehege zurückführt. Von diesem Hauptwechsel zweigen einige Nebenpfade ab, die schräg von einer Seite zur anderen verlaufen. Sie werden nicht regelmässig benützt (Abb. 13).

Das Freigehege von Paka II ist wesentlich grösser. Mächtige Steine, Hohlstamm und Wasserbassin sind für das Tier wichtige Orientierungsmarken. Das Revier wird successive erobert. Nach und nach bestehen 5 verschiedene Hauptpfade, die sich in der Reihenfolge, wie sie nachstehend beschrieben werden, herausgebildet haben (Abb. 13).

Der erste Hauptwechsel (1) von Paka II führt von der Falltüre des Innengeheges zur Kotecke, von dort zum Bassin und wieder zurück. Der zweite, häufig begangene Pfad (2) erstreckt sich vom Innengehege aus direkt zum Hohlstamm. Er wird — wie Pfad 1 — in beiden Richtungen begangen. Ein dritter, relativ breiter Wechsel (3) führt schräg durch das Gelände zum Wasserbassin und zieht sich dem Ufer entlang bis zur Wasserquelle. Auf dem gleichen Wege kehrt das Tier zum Innengehege zurück. Der vierte, ebenfalls häufig benützte Pfad (4) verläuft zwischen den Steinen hindurch zur Rampe des Bassins und von dort dem Ufer entlang zur Wasserquelle. Mehrere, zum Hohlstamm führende Nebenpfade zweigen von ihm ab. Der fünfte und letzte Hauptpfad (5) biegt vom Innengehege aus rechts um die Ecke und erstreckt sich der Hauswand entlang bis zu einem grossen Stein. Hier splittet er sich in mehrere kleine, zum Hohlstamm führende Nebenpfade auf. Andere Nebenwechsel, die nicht regelmässig begangen werden, verteilen sich zwischen dem 1. und 3. Hauptpfad.

SOZIALES VERHALTEN

Revierverteidigung

Die Kampfbereitschaft im Revier ist bei beiden Weibchen sehr stark. Bei der ersten Begegnung tritt Paka I aus dem Innengehege und nähert sich auf etwa 3 m Paka II. Als diese bellt, zieht sich Paka I wieder in ihr Gehege zurück. Diese Annäherungsversuche wiederholen sich mehrmals und enden stets mit einem Rückzug ins vertraute Revier. Erneut versucht Paka I, sich ihrem Gegner zu nähern und stösst dabei einen hellen, girrenden Laut aus. Paka II dringt in das Gehege von Paka I ein und frisst sogleich aus dem Futternapf. Paka I läuft ihr nach; sie stehen sich frontal gegenüber und klappern mit den Zähnen. Die Gelegenheit benützend, verschwindet Paka II — immer noch zähneklappernd — in der Schlafkiste von Paka I. Diese frisst und trinkt indessen. Auf das Zähneklappern von II reagiert sie mit Fauchen und schaut zur Schlafkiste hinein. Als Paka II die Kiste wieder verlässt, wird sie heftig von Paka I angegriffen. Beide Tiere stehen mit einem halben Meter Distanz in Flankenstellung den Kopf gegen das Abdomen des Gegners gerichtet.

1. Rivalenkampf

Paka I versucht, Paka II am Eintritt in die Schlafkiste zu hindern. Zähneklappernd und fauchend greift sie an und springt unter lautem Bellen nach vorne. Mit geöffnetem Maul stürzt sie sich auf II, um sie an der Halsgegend zu packen. Paka II, ebenfalls fauchend, hält dem Angriff stand. Paka I unterliegt und wendet sich ab, während II die Schlafkiste von I in Besitz nimmt und nicht mehr daraus zu vertreiben ist. Trotz des Knurrens ihres Gegner frisst I indessen ungestört

Karotten. In Erwartung eines neuen Angriffes schaut Paka II ab und zu aus der Schlafkiste. Paka I schnuppert kurz an der Kiste, trinkt dann Wasser und beginnt erneut zu fressen. In der Zwischenzeit holt sich II eine Kartoffel und verzehrt sie im Nest. Mit vorgestreckter Nase harrt sie auf Paka I. Diese begibt sich schliesslich zur Falltüre und nähert sich von hier aus zähneklappernd ihrem Gegener. Das tiefe Fauchen von II vertreibt sie jedoch von der Schlafkiste. Sie zieht sich zum Heizkörper zurück und wartet.

Nach einiger Zeit kommt II bis zur Brust aus der Kiste heraus und frisst eine Kartoffel. Beide Tiere klappern erneut mit den Zähnen; Paka I versucht unter Fauchen, sich der Schlafkiste zu nähern, wird aber wiederum durch das starke Fauchen und Zähneklappern ihres Rivalen in Schach gehalten. Paka II kommt nur auf Kopflänge aus der Kiste heraus oder setzt ihre Vorderpfote vor die Kiste. Nach vergeblichem Bemühen zieht sich I verängstigt in den Laborraum zurück, wo sie nahe der Ausgangstüre aus Erregung und Angst Kot abgibt. Sie ist äusserst schreckhaft und rennt fauchend umher, schnuppert, bellt und kriecht schliesslich unter ihren alten Schlafkäfig (Abb. 13C). Das ihr vertraute Geräusch, das durch Zuschlagen der Käfigtüre entsteht, veranlasst sie endlich, — vorsichtig den Eingang beleckend — in das Gehege hineinzukriechen.

2. Rivalenkampf

Am nächsten Tag (14.11.1968) wird den beiden Tieren wiederum die Möglichkeit einer Begegnung gegeben. Die Tür des Schlafkäfigs von Paka I und die des Innengeheges von Paka II sind geöffnet. Paka I versucht nun wiederholt, in das Revier von Paka II einzudringen, wird jedoch durch das aggressive Verhalten der letzteren daran gehindert. Nach etwa 3/4 Stunden springt sie jedoch in das Innengehege von Paka II und schnappt nach ihr. Ohne Erfolg kehrt sie ins Laboratorium zurück, während Paka II zähneklappernd und fauchend in ihrem Gehege hin und her läuft. Beide Tiere halten zwischen sich eine Distanz von einem Meter. Im Vorbeigehen beisst Paka I ohne ersichtlichen Grund einen der Beobachter in den Fuss, greift danach Paka II mit geöffnetem Maul an. Durch dargebotenes Futter lassen sich die erregten Tiere eine Zeitlang beruhigen. Annäherungsversuche von Paka II an Paka I werden von dieser durch Knurren, Bellen und Zähneklappern abgewehrt. Paka I verschanzt sich unter dem Käfig D (Abb. 13) des grossen Laborraumes. Paka II kauert unter dem benachbarten Käfig C und versucht, den Platz von Paka I zu erreichen. Bald glückt ihr diese Eroberung. Paka I speichelt vor Aufregung. Sie geht zum Angriff über und „pumpt“ dabei laut hörbar Luft ein und aus. Paka II dagegen bleibt ruhig, verlässt nach einer Viertelstunde ihr Versteck und durchstreift ohne Aufregung das Labor. Einer der Beobachter, der sie streichelt, wird von ihr, ohne Zeichen von Wut oder Erregung, plötzlich in die rechte Hand gebissen. Da sich die gegenseitige Aggressivität der

Tiere nicht legt, wird Paka I schliesslich ein anderes Revier zugewiesen. Als Schlafkiste erhält sie die Transportkiste von Paka II. Letztere hingegen schläft in der ehemaligen Kiste von Paka I.

3. Rivalenkampf

5 Tage später (am 19.11.1968) kommt es am Nachmittag erneut zu einem Kampf zwischen den beiden Tieren. Paka I faucht und greift Paka II mit geöffnetem Maul in ihrem Revier blitzschnell an. Paka II gibt nach. Beide Tiere stehen sich frontal in etwa $\frac{1}{2}$ m Entfernung gegenüber, fauchen sich an und klappern mit den Zähnen. Paka I versucht, ihre ehemalige, jetzt von II bewohnte Schlafkiste zu erreichen. Paka II stürzt ihr entgegen. Die Tiere stehen nun in Flankenstellung, jeweils die rechte Körperseite dem Gegner zugewandt, so dass der Kopf dem Hinterleib des Rivalen nahe ist. Obwohl beide Tiere aufs äusserste gespannt sind, kommt es zu keinem Angriff. Paka II begibt sich zur Fressecke ihres Reviers, I kehrt ins Laboratorium zurück und beginnt, unter dem Käfig D ihr Futter zu verzehren. Ueber der Schnauze hat sie Bisswunden.

4. Rivalenkampf (3.12.1968, 10.15 Uhr)

Beide Tiere halten sich im Laboratorium auf. Paka I sitzt unter ihrem ehemaligen Wohnkäfig (C, Abb. 13), Paka II hat sich unter den danebenstehenden Käfig D verkrochen. In Abständen von ca 1 Minute greift sie von hier aus Paka I an, doch reagiert diese nicht darauf. Nun dringt Paka II in das Innengehege von Paka I, ohne dass sich diese aus ihrem Versteck bewegt. Zurückkehrend leckt Paka II an den Harnspuren ihres Gegners. Paka I verweilt ruhig auf ihrem Platz, auch als das andere Tier nochmals in ihr Revier eindringt und sie schliesslich — durch einen Sprung auf ihr Versteck — fauchend angreift. Da kehrt II zu ihrem Revier zurück, holt sich dort ein Bündel Heu und trägt es ins Innengehege von I. Dadurch beunruhigt, schnuppert diese von ihrem Versteck aus, wagt sich schliesslich hervor und begibt sich zuerst zum Futterplatz, dann zum Innengehege von II. Letztere erscheint plötzlich bei I; es kommt unter Fauchen und Zähneklappern zu einem heftigen Angriff, wobei II an der linken Schulter gebissen wird. Nun jagt sie I ins offene Freigehege; diese ist sehr erregt, kotet in der hinteren Ecke, speichelt und kaut. Auch sie trägt Bisswunden am Rücken.

Zwischen 12.00 Uhr und 14.00 Uhr kommt es zu weiteren heftigen Kämpfen; Paka II ist nun auch an der rechten Schulter und oberhalb des rechten Hinterbeines verletzt. Doch behauptet sie sich im Revier und verdrängt Paka I ins Freigehege. Nach einiger Zeit begibt sie sich ins Innengehege von Paka I und schlüpft in die dortige Schlafkiste, aus der sie durch kein Zurufen mehr zu vertreiben ist. Paka I verbleibt hingegen im Revier von Paka II, nimmt das dargebotene

Futter, benützt aber die dortige Schlafkiste nicht. Ein scharfer, beissender Geruch erfüllt das Revier.

In der Zeit von 18.00 Uhr bis 21.00 Uhr desselben Tages finden erneut Kämpfe statt, die zu einer weiteren Verletzung am Rücken von Paka I führen. Nach 21.00 Uhr werden die Tiere in ihre Gehege gelockt. Paka II schlüpft schnell in die zuletzt eroberte Schlafkiste und verstopft sie mit Heu. Paka I hingegen geht nur zögernd in ihr früheres, zeitweise von Paka II bewohntes Gehege und bleibt neben der Schlafkiste stehen.

5. *Rivalenkampf*

Anfangs Juli 1969 wurde Paka II wegen Platzmangel ein neues Revier im Garten zugewiesen. Es lag ca 20 m vom alten Innengehege und Paka-I-Revier entfernt. Durch Zufall wurde nun 3 Wochen nach der Dislozierung die Tür des Innengeheges von Paka I, sowie die Aussentüre zum Garten hin offengelassen. Unbemerkt konnte Paka I entschlüpfen und in den Garten entweichen. Lautes Fauchen von draussen kündete an, dass zwischen beiden Tieren ein Kampf entbrannt war. Paka I hatte zielgerecht das Nest ihres Gegners aufgespürt und versuchte nun, ihn daraus zu vertreiben. Es gelang ihr jedoch nicht und nach kurzem Kampf zog sich Paka I wieder in ihr Innengehege zurück.

SPIELVERHALTEN

In jüngeren Jahren zeigen die Pakas ein spielerisches Verhalten (PILLERI 1960). Sie hüpfen dabei im Kreise, rennen, stoppen plötzlich ab, um dann wieder schnell wegzulaufen. Ältere Pakas sind weniger spielfreudig, wie dies aus dem Vergleich von Paka I und II hervorgeht.

PSYCHOREAKTIVES VERHALTEN, ANGSTGEBÄRDEN

Das im Kampf unterlegene Tier ist äusserst erregt und speichelt. Minuten lang reagiert es auch mit einer Art Schreckstarre, indem es unbeweglich und starr blickend in einer Ecke stehen bleibt und weder durch Zurufe, noch durch Anbieten von Nahrung beeinflussbar ist.

In Momenten der Gefahr antwortet das Tier entweder mit Drohgebärden und Aggressivität oder mit Flucht in ein vertrautes Versteck. Bei intensiver Angst kommt es zu einer ungeordneten, panischen Flucht, wobei das Tier kreuz und quer durch den Raum eilt.

Fremde Umgebung oder Aufheben des alten Reviers bedingt eine reaktive Verstimmung. Das Tier ist apathisch, ohne Appetit und schläft sehr unruhig.

Bei einem der Tiere liessen sich mehrmals hintereinander auftretende nervöse Zuckungen des Körpers beobachten, die erst nach Wochen verschwanden.

Fremde Objekte werden entweder angegriffen oder umgangen. Unbekanntes Futter wird mit grosser Vorsicht geprüft und anfangs verweigert.

Bei Einbruch einer Wetterfront und bei Föhn ist eines der Tiere äusserst gereizt, untrüblig und aggressiv. Der Schlaf- Wachrhythmus ist gestört. Das Tier nestelt herum und kommt meistens 3-4 Stunden früher als gewöhnlich aus der Schlafkiste heraus.

Stereotype Bewegungsformen werden bei Paka I im Freigehege beobachtet.

UEBERSPRUNGBEWEGUNGEN

Bei den Pakas treten Putz- und Kaubewegungen als Uebersprungbewegungen auf. Sie werden von Zähneklappern begleitet. Auch das Fressen während des Rivalenkampfes kann zu den Uebersprungbewegungen gerechnet werden. Kann ein Tier seine Aggressivität gegenüber seinem Artgenossen nicht abreagieren, so beisst es spontan und ohne ersichtlichen Grund als Ersatzobjekt auf eine Person oder einen Gegenstand ein.

INTELLIGENZLEISTUNGEN

Die Schlafkiste von Paka II wurde eines Tages umgestellt, sodass ein Drittel ihres Einganges durch einen Eisenpfeiler zugedeckt wurde. Das Tier versuchte immer wieder, die Kiste an den ursprünglichen Ort zu schieben. Von hinten, vorne, von rechts und links, ja selbst von oben versuchte es, die Kiste anzugehen. Doch gelang es ihr wegen des sperrigen Pfeilers nicht. Schliesslich begann es den Eisenpfeiler zu bearbeiten. Die Versuche wurden mehrmals wiederholt, jedoch ohne Erfolg. Da die Kiste zu gross war, wurde sie schliesslich von uns in die ursprüngliche Position gebracht.

Nach einem Kampf mit dem Rivalen sprang Paka I in ihr Revier zurück und schob von innen die Türe zu. So konnte ihr Paka II nicht mehr nachstellen.

ANHANG

TABELLE 1:

Körpergewicht und Körpermasse von Paka II (T 442 ♀)

Körpergewicht	kg	8,900
Körperlänge	cm	67
Länge der Vorderextremität	cm	20

Länge der Hinterextremität	cm	23
Schwanzlänge	cm	1,5
Länge der Hand (ohne Krallen)	cm	5
Länge der Handkrallen	cm	1
Länge des Fusses (ohne Krallen)	cm	9,5
Länge der Fusskrallen	cm	1
Ohrlänge	cm	4
Länge der Palpebrae	cm	2
Schädellänge	cm	16
<i>Pili labiales superiores</i> (dorsal), Länge	cm	4-10
<i>Pili labiales superiores</i> (lateral), Länge	cm	3-17
<i>Pili zygomatici</i> , Länge	cm	3-13
Maximaler Kopfumfang	cm	30
Leibesumfang hinter den Vorderextremitäten	cm	45
Leibesumfang in Höhe des mittleren Abdomens	cm	55
Leibesumfang vor den Hinterextremitäten	cm	48
Schnauzenspitze — vordere Zitzen	cm	25
Schnauzenspitze — hintere Zitzen	cm	58
Schnauzenspitze — Nabel	cm	50
Schnauzenspitze — Genitale	cm	63
Schnauzenspitze — Anus	cm	65
Abstand zwischen den vorderen Zitzen	cm	8
Abstand zwischen den hinteren Zitzen	cm	3,5
Hintere Zitzen — Genitale	cm	5
Hintere Zitzen — Abdomenende	cm	8
Frischhirngewicht	g	41,6

TABELLE 2:

Hirnmasse von Paka II (T 442 ♀)

Gesamtlänge des Gehirns	mm	72
Länge des Grosshirns	mm	44
Breite des Grosshirns	mm	53
Länge des Kleinhirns	mm	27
Breite des Kleinhirns	mm	35
Länge des <i>Bulbus olfactorius</i>	mm	17
Breite des <i>Bulbus olfactorius</i>	mm	11
Abstand zwischen den <i>Fissurae rhinales</i>	mm	43
Breite des Lobus piriformis	mm	16
Kleinster Abstand zwischen dem Lobus piriformis dexter et sinister	mm	11
Breite des <i>Tuberculum olfactorium</i>	mm	10
Länge des <i>Hypothalamus</i>	mm	11
Länge der Hypophyse	mm	12
Breite der Hypophyse	mm	9
Länge der Brücke	mm	8
Breite der Brücke	mm	19

Länge der <i>Medulla oblongata</i>	mm	17
Breite der <i>Medulla oblongata</i>	mm	20
Durchmesser des <i>Nervus opticus</i>	mm	1
Durchmesser des <i>Nervus oculomotorius</i>	mm	0,7
Durchmesser des <i>Nervus trochlearis</i>	mm	0,4
Durchmesser des <i>Nervus trigeminus</i>	mm	6
Durchmesser des <i>Nervus abducens</i>	mm	0,8
Durchmesser des <i>Nervus facialis</i>	mm	2
Durchmesser des <i>Nervus stato-acusticus</i>	mm	3

TABELLE 3:

Schädelmasse von Paka II (T 442 ♀)

Schädellänge	mm	145
Schädelbreite	mm	93
Nasalia-Länge	mm	48
Nasalia-Breite	mm	24
Länge der <i>Crista sagittalis</i>	mm	18
Diastema des Oberkiefers	mm	48
Länge des Unterkiefers	mm	92
Breite des Unterkiefers	mm	64
Diastema des Unterkiefers	mm	30
Länge der Molarreihe d. Unterkiefers	mm	33
Länge der Molarreihe d. Oberkiefers	mm	31

DISKUSSION

Die Untersuchung angeborener Abläufe des Verhaltens einer Tierart sollte u.a. danach trachten, festzuhalten, welche Gruppenspezifität die betrachteten Verhaltensmerkmale haben. Leider sind aber unsere ethologischen Kenntnisse über die äusserst artenreiche Ordnung der *Rodentia* und vor allem über die neotropischen *Hystricomorpha* noch zu unvollständig, um psychologisch-systematische Zusammenhänge durchblicken zu lassen. Um so mehr ist beim heutigen Stand der Nagetierethologie die Sammlung aller Beobachtungen, auch wenn sie vorläufig nur den Wert von reinem Tatsachenmaterial haben, sehr wichtig.

Nahrung, Nahrungserwerb und Stoffwechsel: Die Pakas sind Pflanzenfresser wie die Agutis, Maras und Capybaras und leben in freier Natur von Avocados, Mangofrüchten, Yamwurzeln, Maniok, Gemüse, Zuckerrohr und Melonen; in Gefangenschaft lassen sie sich — ebenso wie die Agutis — leicht mit Gemüse, Obst, Kartoffeln und Brot ernähren. Fleisch wird nie genommen, doch verzehren sie in Gefangenschaft auch rohe Eier.

Entgegen dem Verhalten der *Dasyprocta* und *Pakarana* (*Dinomys branickii*), die beim Fressen auf den Keulen sitzen und die Nahrung mit den Händen halten (HEINEMANN 1969), verzehren die Pakas die Speisen in stehender Haltung. Die Nahrung wird mit der Schnauze ausgewählt, mit den Zähnen des Oberkiefers festgehalten und mit den Schneidezähnen des Unterkiefers zerkleinert. Nur gelegentlich nehmen die Tiere zum Fixieren der Nahrungsstücke am Boden eine ihrer Vorderextremitäten (meistens die linke) zu Hilfe. Nach EIBL-EIBESFELD (1958) ist das Festhalten der Nahrung mit den Händen unter den Nagern weit verbreitet. Biberratte und Hausratte (EIBL-EIBESFELD 1958) aber auch *Hystrix galeata* und *africae australis* (FREYE 1969) verzehren auf diese Weise ihre Nahrung.

Zum Öffnen von Nüssen bedienen sich die Pakas einer Nage- und Sprengtechnik. Wallnüsse und in ähnlicher Weise auch Paranüsse, werden von der Breitseite her benagt, bis ein genügend grosses Loch entsteht, um den Inhalt herauszuholen. Die Schale wird nicht wie bei *Sciurus* nach Art der Lochsprengtechnik als Kuppe abgesprengt (EIBL-EIBESFELD 1958), sondern successive in kleinen Splittern entfernt.

Die Pakas wenden die Sprengtechnik nur bei den Wallnüssen an. Entgegen dem Öffnungsmodus der Eichhörnchen, die das weiche Fruchtsielende der Walnuss benagen und von da aus dem Verlauf der Naht folgen und so die Nuss zum Klaffen bringen (EIBL-EIBESFELD 1956, 1958), sprengen die Pakas die Schale an einer beliebigen Stelle der Breitseite, wobei die Zähne des Unterkiefers wie Brecheisen wirken. Die Sprengfurche verläuft parallel zum Faserverlauf der Schale, aber stets neben der Naht. Erdnüsse werden ohne System, an einer beliebigen Stelle soweit angenagt, dass die Nuss durch eine leichte Bewegung herausfällt. Nach EIBL-EIBESFELD (1958) sind Nage- und Sprengbewegungen Erbkoordinationen.

Die Aufnahme von Flüssigkeit erfolgt bei den Pakas durch ein Saugtrinken. Sie stehen beim Trinken und tauchen nur die vordere Mundpartie ins Wasser. Das Trinken wird von einem schlürfenden Geräusch begleitet. Nach SCHOENHOLZER (1959) entsteht das Schlürfen durch ein unvollständiges Zusammenpressen der Lippen, so dass gleichzeitig Luft einströmen kann. Echtes Saugtrinken kommt bei *Capybara* vor. Es handelt sich um eine stammesgeschichtlich alte Verhaltensweise, die keine Gruppenspezifität aufweist, nachdem sie auch bei *Aplodontia rufa* und *Hystrix galeata* und *africae australis* vorkommt (WANDELER und PILLERI 1965, FREYE 1969.)

Die Abgabe von Exkrementen und Urin erfolgt bei den Pakas nach einfachen Verhaltensformen. Harn und Kot wird nie ins Nest abgegeben. Beide Tiere urinieren immer ins Wasser; bei Kotabgabe zeigen sie jedoch ein unterschiedliches Verhalten. Unsere ältere Paka setzt wie das Wasserschwein, die Biber und Nutria stets ihre Losungen ins Wasser ab. Das jüngere Tier wählt eine Ecke des Innen- resp. des Freigeheges als ständigen Kotplatz aus. Möglicherweise ist das veränderte Verhalten des älteren Exemplares auf die lange Gefangenschaft zurückzuführen.

Koprophagie besteht bei den Pakas nicht. Bei der Angstdefäkation nehmen die Tiere die gewohnte Körperhaltung ein mit Spreizen der Hinterbeine, Krümmen des Rückens und Anheben des Abdomens, beim Urinieren hingegen nicht. Ob diese Körperhaltung bei der Defäkation gruppenspezifisch ist, kann aus Mangel an Vergleichen mit verwandten Arten nicht entschieden werden. Spezielle Formen des Defäktationsaktes, wie sie bei *Citellus citellus* und *Aplodontia rufa* beobachtet werden (EIBL-EIBESFELD 1958, WANDELER und PILLERI 1965), konnten bei den Pakas nicht festgestellt werden.

Ein Herauswürgen des Mageninhaltes, wie es EIBL-EIBESFELD (1958) beim Eichhörnchen beobachten konnte, liess sich auch bei den Pakas (I) gelegentlich feststellen. STEINIGER (1952) stellt jedoch eine solche Fähigkeit bei Nagern in Frage, weil ihnen die dazu nötige Nervenversorgung der Speiseröhre fehlen soll.

Schlaf und Aktivität: Eine zusammenfassende Darstellung über den Schlaf der Tiere gibt HEDIGER (1954 und 1959). Nach TINBERGEN (1952) handelt es sich beim Schlaf um eine Instinkthandlung, der ein Appetenzverhalten vorausgeht, nämlich das Aufsuchen einer bestimmten Schlafstelle, die Tätigkeit, bis eine besondere Schlafstellung erreicht ist etc. Die Schlafstellung der Pakas ist eine mehr oder weniger vollständige Seitenlage, die als klassische Schlafstellung der Säugetiere gilt (HEDIGER 1959).

Neben dem Schlaf gibt es noch eine besondere Form des Ruhens, die als Dösen bezeichnet wird. Nach HEDIGER (1954) zeichnet sich das Dösen durch eine feinere Art der Siebung der Aussenreize aus. Das dösende Tier nimmt viel mehr wahr als das schlafende, es ist daher rascher alarmbereit. Manche Tiere (Vögel, wiederkäuende Huftiere haben nach HEDIGER (1954) eine ebenso ausgeprägte Dösestellung wie sie eine Schlafstellung haben. Auch bei den Pakas lassen sich verschiedene Formen einer Dösestellung von einer echten Schlafstellung unterscheiden. Ueber die Gruppenspezifität dieses Verhaltens lässt sich jedoch nichts aussagen, da Untersuchungen bei verwandten Arten fehlen.

Ebenso wie Pakaranas sind auch die Pakas hauptsächlich nachtaktive, die *Dasyprocta* hingegen überwiegend Tagtiere. Der Aktivitätsrhythmus der Pakas in Gefangenschaft ist polyphasisch, mit einem Aktivitätsmaximum in den späten Abend- und frühen Nachtstunden und einem Nebenmaximum in den späteren Vormittagstunden, ähnlich wie es für *Mus musculus* und den Goldhamster zutrifft (EIBL-EIBESFELD 1958).

Lokomotion: Die häufigste Fortbewegungsart der Pakas — auch beim Transport von Nestmaterial oder Nahrung — ist das vierbeinige Schreiten im Kreuzgang. Ab und zu bewegen sie sich auch im Passgang. Diese Art der Fortbewegung kommt auch bei der Mara (HEINEMANN 1969) und bei *Hystrix* (FREYE 1969) vor. HEINEMANN (1969) berichtet, dass sich Agutis (*Dasyprocta*) bei Gefahr bewegungslos „drücken“. Dies können wir auch für die Pakas bestätigen. Bei eiliger Flucht verhalten sich die

Pakas ähnlich wie *Dasyprocta*; sie beginnen zu galoppieren und schlagen blitzschnell Haken, um den Verfolger zu täuschen. Auch *Rattus* und *Cricetus* galoppieren bei Flucht. Nach EIBL-EIBESFELD (1958) reift die Bewegungskoordination des Kreuzganges in der Ontogenese früher heran als die des Galopps.

Körperpflege: Sie ist auf die Kopfregion und die Vordergliedmassen beschränkt. Bei der Gesichtswäsche, die mit beiden Händen symmetrisch durchgeführt wird, laufen die Einzelhandlungen immer in der gleichen Reihenfolge ab. Wird nach dem Reinigen der Schnauzenspitze das Putzen abgebrochen, so beginnt beim nächsten Mal das Reinigen des Gesichtes wieder von vorne. WANDELER und PILLERI (1965) beschrieben das gleiche Verhalten bei *Aplodontia rufa*. Die Schnauzenspitze dagegen wird bei den Pakas oft unabhängig von den anderen Gesichtspartien, sowohl symmetrisch, als auch nur mit der linken oder rechten Hand geputzt.

Die Putzabläufe beim Reinigen des Kopfes von Wanderratte und Hamster (EIBL-EIBESFELD 1958) sind denen der Pakas ähnlich.

Eine Reinigung von Brust und Bauch, sowie anderer Körperteile, wie sie z.B. bei *Aplodontia rufa* (WANDELER und PILLERI 1956) und der Waldmaus (EIBL-EIBESFELD 1958) beschrieben wird, wurde bei den Pakas nie beobachtet. Da die einzelnen Putzbewegungen bei verschiedenen Arten in homologer Weise auftreten, weisen sie keine Gruppenspezifität auf. Nach EIBL-EIBESFELD (1958) besitzen sie ein hohes stammesgeschichtliches Alter.

Nestbau: In Gefangenschaft ist das Nestbauverhalten der Pakas ein sehr einfaches. Aus dem vorhandenen Material (Aeste, Heu, Stroh u.dgl.) formen sie lediglich Schlafmulden. Vorhandene Kisten werden mit Vorliebe als Schlafplatz ausgenützt, wobei die Oeffnung nahezu vollständig mit Nestmaterial verstopft wird.

Eines unserer Tiere führte mit dem Kopf eigene Nestbaubewegungen durch, bevor es das Nestmaterial im Eingang der Schlafkiste deponierte. Ob es sich hier um eine artspezifische Verhaltensweise handelt, lässt sich aus Mangel an Vergleichen nicht entscheiden. Im Nestbau unterscheiden sich frischgefangene Pakas nicht von lange in Gefangenschaft lebenden Artgenossen.

Markierungsverhalten: Das Revier wird mit Harn markiert. Dieses Verhalten weist keine Gruppenspezifität auf, da auch andere Nagerarten wie *Aplodontia rufa* (WANDELER und PILLERI 1965), *Sciurus vulgaris*, *Mus musculus*, Wanderratte u.a. (EIBL-EIBESFELD 1958) in dieser Weise markieren. Die Markierung dient zur Abgrenzung des Eigentums, der Orientierung und dem sozialen Verkehr. Bei den Pakas kommt ihr aber auch ein Drohcharakter zu, wie dies für *Cricetus cricetus* gilt (EIBL-EIBESFELD 1958).

Wechsel: Die mit Duftstoffen markierten Pfade verbinden wichtige Fixpunkte des Reviers (Kot- und Fressstelle etc.) mit dem Heim. Es lassen sich auch bei den

Pakas Haupt- und Nebenwechsel unterscheiden. Im Laboratorium benützten beide Tiere, auch wenn sie sich einzeln darin aufhielten, stets dieselben Wechsel. Der Verlauf der Pfade im Freigehege liess sich an den Spuren im Schnee bzw. an den eingetretenen Grasnarben verfolgen. Die Wechsel der Pakas führten sowohl im Innen- als auch Aussengehege zum grossen Teil den Gehegegrenzen entlang, wie dies HEDIGER (1967) bei verschiedenen Zootieren feststellte.

Intraspezifisches Verhalten

Droh- und Kampfverhalten : Die artspezifischen Verhaltensweisen des Drohens sind ebenso wie die Mehrzahl der Kampfbewegungen, sowie der Kampfablauf in grossen Zügen erblich festgelegt, doch können die Tiere auch individuelle Kampftaktiken entwickeln (EIBL-EIBESFELD 1958). Einzelne Gesten, wie z.B. das Zähnewetzen, sind unter Vertretern der ganzen Ordnung der *Rodentia* sehr weit verbreitet.

Die Kampfbereitschaft ist am stärksten im vertrauten Gebiet. Daher sollte in der Regel der Revierinhaber, auch wenn er körperlich dem Fremden unterlegen ist, siegen (EIBL-EIBESFELD 1958). Bei unseren Pakas war dies jedoch nicht der Fall. Im Kampf um das Revier behauptete sich der Gegner (II), während der Revierinhaber (I) unterlag.

Ueber das Kampfverhalten der *Hystricomorpha* liegen bis jetzt nur wenige Beobachtungen vor. Zu Beginn des Kampfes wittern die Pakas zunächst ruhig; danach drohen sie dem Gegner mit Bellen, Girren und Zähneklappern. Sie stehen sich dabei frontal gegenüber, richten jedoch ihren Oberkörper nicht auf. Oft genügt schon das Drohen, um den Gegner in Schach zu halten oder zum Rückzug zu zwingen. *Hystrix* knirscht in Drohstellung ebenfalls mit den Zähnen, faucht, knurrt und stampft mit den Füssen auf. Die Stacheln sind gespreizt und rasseln.

Beim Auftakt zum direkten Kampf schnellen die Pakas plötzlich los. Die Hinterbeine werden abgewinkelt, die Vorderbeine gestreckt. Der Körper wird dadurch schräg nach oben gerichtet. Sie begegnen sich meistens frontal mit der Schnauze, zuweilen stehen sie sich auch in Flankenstellung gegenüber, den Kopf gegen das Abdomen des Gegners gerichtet. Kämpfende Wanderratten, die ebenfalls in Flankenstellung den Rivalen bedrängen, stehen hingegen Kopf an Kopf (EIBL-EIBESFELD 1958). Bei den Pakas bringt der erste Angriff selten Verletzungen. Der Rückzug geschieht meistens zähneknirschend nach rückwärts.

Zu einem Beschädigungskampf kommt es bei Verteidigung des Reviers, in unserem Fall des 5 m² grossen Innengeheges. Der Beschädigungskampf wird mit Wittern, Zähneknirschen, Bellen und Luft „pumpen“ eingeleitet. Der Angreifer geht mit schräg nach oben gerichtetem Körper auf den Gegner los und verletzt ihn in der Schnauzenregion und an den Körperflanken.

Uebersprungbewegungen: Nach EIBL-EIBESFELD (1958) treten bei Nagern häufig Putzbewegungen in Konfliktsituationen auf, wie dies auch bei den Pakas beobachtet werden konnte. Scheinfressen, Kaubewegungen und Beissen eines Ersatzobjektes sind weitere Uebersprungbewegungen dieser Art.

Intelligenzleistungen: In besonderen Situationen zeigen die Pakas Fähigkeiten, einsichtig zu handeln. So beschrieb PILLERI (1960), wie Paka I eines morgens wie gewöhnlich einen Apfel erhielt. In der Zwischenzeit schob ein Windstoss die Türe bis auf einen Spalt zu. Das Tier bemerkte dies, blieb stehen, deponierte den Apfel und schob mit der Schnauze die Türe zurück. Nun schnappte sie sich den Apfel und ging damit durch die offene Tür in ihr Nest. Mit dem Apfel im Mund hätte das Tier die Türe nur schwer oder garnicht öffnen können.

Der Bergpakabock „Baby“ von HEINEMANN (1969) lernte unter vier, mit Lichtsignalen gekennzeichneten Laufgängen zu wählen, an deren Ende jedesmal ein Futterbrocken lag. Mit der Zeit lernte das Tier blaue und gelbe Signale von gleichhellen grauen zu unterscheiden. Manchmal beobachtete HEINEMANN, wie das Tier in die an der Kistentüre angebrachten Luftlöcher griff und so die Türe hinter sich zuzog. Ein ähnliches Verhalten beobachteten wir bei unseren Tieren mit der Türe des Innengeheges. WALKER (zit. nach HEINEMANN 1969) berichtet, dass Fluchtlöcher der Pakabauten oft mit Laub verstopft seien. Es sei aber nicht sicher, ob die Pakas die Löcher selbst verschliessen oder ob sich dort nur zufällig Fall-Laub anhäufe. Unsere Tiere verstopften meistens das Schlupfloch der Schlafkiste mit Nestmaterial. Wir sind mit HEINEMANN der Ansicht, dass die Tiere einen angeborenen Instinkt besitzen, der sie veranlasst, die Eingänge ihrer Schlupfwinkel mit geeignetem Material zu verschliessen — und sei es in Menschenobhut eine Türe.

Zentralnervensystem und Sinnesleistungen

Gehirn: Eine kurze Beschreibung des Gehirnes von *Cuniculus paca* gibt PILLERI (1959). Das Gehirn ist gut entwickelt, das Grosshirn breiter als lang und die Rinde des *Cerebrum* leicht gefurcht (Abb. 14D, E). Neben dem stark ausgebildeten *Bulbus olfactorius* ist vor allem der *Nervus trigeminus* und *stato-acusticus* sehr gut entwickelt. Das optische System hingegen ist schwächer ausgebildet. Der *Nervus opticus*, mit einem Durchmesser von 1 mm, ist relativ schmal (Abb. 14F). Der Hypothalamus-Grosshirnlängenindex, der als Ausdruck der neocortikalen Entfaltung gewertet werden darf, beträgt bei Paka 0,17. Gegenüber *Dasyprocta aguti*, das einen Index von 0,31 aufweist (PILLERI 1959), ist der Neocortex bei den Pakas stärker entwickelt. Das relative Hirngewicht dieser Art wäre etwa demjenigen des *Indri indri* unter den Halbaffen vergleichbar (STEPHAN und BAUCHOT 1965).

Geruchs- und Tastsinn: Der Geruchssinn dient hauptsächlich der Nahrungssuche, dem sozialen Verkehr und der Erkundung des Aktionsraumes. Er ist bei

den Pakas sehr gut ausgebildet. Wenn die Tiere wittern, bewegen sie ihre Nasenöffnungen und pumpen relativ laut und rhythmisch Luft ein und aus. Auch der Tastsinn ist gut entwickelt. Die Vibrissen dienen zum Abtasten der Umgebung und zur Orientierung im Raum. Es lässt sich vor allem eine obere labiale und eine zygomatiche Gruppe unterscheiden (MAURER, zit. nach MEIJERE 1931). Die *Pili labiales superiores* zerfallen wiederum in eine dorsale und laterale Untergruppe. Beim Schnuppern und Wittern werden diese Vibrissen rhythmisch hin- und herbewegt. Die dorsalen *Pili labiales superiores* sind seitlich gerichtet und etwa 4—10 cm lang, die lateralen hingegen verlaufen schräg nach hinten und erreichen eine Länge von 3—17 cm. Die etwa 3—13 cm langen *Pili zygomatici* sind ebenfalls nach hinten gerichtet. Beim Wittern werden sie nicht bewegt.

Gehörsinn: Das akustische System der Pakas ist gut ausgebildet. Die Tiere sind äusserst hellhörig. Beim Lauschen auf fremde Geräusche reagieren sie sofort, lauern und wittern für einige Minuten, bis die Umgebung wieder still wird. Die Ohren werden kaum bewegt. Sie unterbrechen auch die Fressstätigkeit, sobald sie ein fremdes Geräusch ablenkt, verkriechen sich ins Nest und verharren dort eine längere Zeit. Werden sie nachts im Freigehege gestört, so beginnen sie bei einer Annäherung auf 2—3 m zu bellen und zu fauchen. Auf Lockrufe wie „Paka, Paka“ gewöhnen sich die Tiere relativ bald, sodass man sie dadurch gewissermassen „lenken“ kann.

Sehvermögen: Das Sehvermögen der Pakas ist weniger gut entwickelt. Die grossen, nachts dunkelrot leuchtenden Augen nehmen in der Hauptsache Grautöne wahr; sie vermögen jedoch auch blaue und gelbe Farbtöne zu unterscheiden (HEINEMANN 1955).

ZUSAMMENFASSUNG

Das Verhalten von *Cuniculus paca* in Gefangenschaft wird an zwei Tieren, einem zwei- und einem zwölfjährigen Weibchen studiert und mit dem Verhalten verwandter Arten verglichen.

Die Pakas sind in der Hauptsache Pflanzenfresser, verzehren aber in Gefangenschaft auch rohe Eier. Sie nehmen die Nahrung in stehender Haltung ein, ohne sie mit den Händen zu greifen. Beim Öffnen hartschaliger Früchte bedienen sie sich einer Nage- und Sprengtechnik; letztere wird nur bei Walnüssen angewandt.

Die Aufnahme von Flüssigkeit erfolgt bei den Pakas stehend durch Saugtrinken; es handelt sich hier um eine stammesgeschichtlich alte Verhaltensweise ohne Gruppenspezifität. Harn wird stets ins Wasser abgegeben. Das ältere Tier setzt den Kot ins Wasser ab, das jüngere Exemplar hingegen an einer Kotecke im Freigehege. Bei der Abgabe von Exkrementen und Urin stehen die Pakas. Ueber die Gruppenspezifität des Verhaltens bei der Harn- und Kotabgabe liess sich aus

Mangel an Vergleichen mit verwandten Arten nichts aussagen. Ein Herauswürgen des Mageninhaltes konnte bei den Pakas beobachtet werden. Koprophagie besteht nicht.

Die Schlafstellung der Pakas ist eine mehr oder weniger vollständige Seitenlage, die klassische Schlafstellung der Säugetiere nach HEDIGER. Die Tiere schlafen teils mit offenen, teils mit geschlossenen Augen. Daneben kommen verschiedene Varianten einer Dösestellung vor, über deren Gruppenspezifität jedoch nichts ausgesagt werden kann.

Der Aktivitätsrhythmus der Pakas in Gefangenschaft ist polyphasisch, mit einem Maximum in den späten Abend- und frühen Nachtstunden und einem Nebenmaximum in den späteren Vormittagsstunden.

Die Pakas bewegen sich meistens im Kreuzgang, ab und zu jedoch auch im Passgang. Bei Gefahr „drücken“ sie sich bewegungslos und verfallen bei eiliger Flucht in Galopp. Diese Arten der Fortbewegung finden sich auch bei verwandten Arten.

Die Körperpflege beschränkt sich auf Kopf- und Vordergliedmassen. Das Reinigen des Gesichtes erfolgt symmetrisch mit beiden Händen, wobei der Oberkörper etwas aufgerichtet wird und die Vordergliedmassen von hinten nach vorne über das Gesicht streichen. Die Vorderextremitäten werden durch Belecken gereinigt.

Das Nestbauverhalten der Pakas in Gefangenschaft ist ein sehr einfaches. Aus vorhandenem Material formen sie nur Schlafmulden. Kisten werden mit Vorliebe als Schlafplatz benützt; der Nesteingang wird stets mit Material nahezu vollständig verstopft. Das ältere Versuchstier führte eigene Nestbaubewegungen durch, über deren Gruppenspezifität jedoch aus Mangel an Vergleichen nichts ausgesagt werden kann.

Das Revier wird bei den Pakas mit Harn markiert. Es liessen sich Haupt- und Nebenwechsel unterscheiden. Der Verlauf der Pfade führte sowohl im Innen- als auch Aussengehege zum grossen Teil den Gehegegrenzen entlang.

In Drostellung stehen sich die Gegner frontal gegenüber, richten ihren Oberkörper jedoch nicht auf. Mit Zähnewetzen, Fauchen, Knurren und Bellen, sowie durch Ausstossen heller Girrlaute wird der Rivale in Schach gehalten oder zum Rückzug gezwungen. Der Rückzug erfolgt zähneknirschend nach rückwärts. Das Zähnewetzen ist unter der ganzen Ordnung der Nager eine weit verbreitete Drohgeste. Beim direkten Kampf stehen die Gegner in Flankenstellung, den Kopf gegen das Abdomen des Rivalen gerichtet. Zu einem Beschädigungskampf kommt es bei den Pakas bei Verteidigung des Reviers. Der Angreifer verletzt den Gegner in der Schnauzenregion und an den Körperflanken.

Bei den Pakas treten Putz- und Kaubewegungen, Scheinfressen und Beissen eines Ersatzobjektes als Uebersprungbewegungen auf. In besonderen Situationen zeigen diese Tiere Fähigkeiten, einsichtig zu handeln.

Den Beobachtungen über das Verhalten sind noch Angaben über das Körpergewicht, sowie Körper-, Schädel- und Hirnmasse beigelegt. Das Gehirn der Pakas ist gut entwickelt, die Rinde des *Cerebrum* leicht gefurcht. Neben dem Riechsystem ist besonders der Tast- und Gehörssinn stark ausgebildet. Das optische System hingegen ist schwächer entwickelt. Der Hypothalamus-Grosshirnlängenindex beträgt bei Paka 0,17. Das relative Hirngewicht dieser Art wäre etwa demjenigen des *Indri indri* unter den Halbaffen vergleichbar.

SUMMARY

The behaviour of *Cuniculus paca* in captivity was studied in two animals, a two- and a twelve-year-old female, and compared with that of related species.

Pacas are chiefly graminivorous, but in captivity they also eat raw eggs. They take their food standing, without grasping it in their hands. To open hard-shelled fruits they employ a gnawing and cracking technique, the latter being used only for walnuts.

Pacas drink in a standing position by sucking in; this is a phylogenically old mode of behaviour without group specificity. Urine is always excreted into the water. The older animal excretes faeces into the water, the younger specimen in a specific corner of the open-air enclosure. Pacas stand to evacuate excreta or urine. Nothing can be said of the group specificity in respect of urination and defaecation for lack of comparison with related species. Retching up for food was not observed in the pacas. Coprophagia does not occur.

The sleeping posture of pacas is a more or less complete lateral position, the classical sleeping posture for rodents according to HEDIGER. During sleep the eyes are sometimes open, sometimes closed. In addition a number of variations of a dozing position are observed, in respect of the group specificity of which nothing can be said.

The activity rhythm of pacas in captivity is polyphasic, with a peak in the late evening and early night hours and a secondary peak in the late morning.

The mode of locomotion of pacas is generally the trot, but occasionally also the pace. They "freeze", when in danger and fall into a gallop when fleeing rapidly. These modes of locomotion are also found in related species.

Body grooming is restricted to the head and forelimbs. The face is cleaned symmetrically with both hands, the upper half of the body being slightly raised, and the forelimbs stroking the face from back to front. The forelimbs are cleaned by licking.

Nest building behaviour in pacas in captivity is very simple, a sleeping hollow being constructed from available material. Crates are used preferentially as a sleeping place; the entrance to the nest is always almost completely blocked with material. The older animal performed a number of nest building movements,

of the group specificity of which nothing can however be said for want of comparison.

The home range is marked out with urine. A main and a secondary path can be distinguished. The trails largely followed the boundaries of the inner and outer enclosure.

In the threatening posture the opponents stand frontally opposite one another, but do not rear up. The rival is kept at bay or forced to retire by baring of teeth, spitting, growling and barking, and the emission of shrill cooing sounds. When retreating the animal backs away, with gnashing of teeth. Baring of teeth is a widespread threatening gesture throughout the order of rodents. In actual fighting the opponents stand flank to flank, their heads against the abdomen of their rival. Actual injury is inflicted when the territory is menaced. The attacker injures his opponent in the region of the snout and flanks.

In pacas grooming and chewing movements, sham eating and biting of a substitute object occur as displacement activities. In particular situations these animals are capable of acting with insight.

The observations on behaviour are complemented by data on the body weight and the body, skull and brain mass. The brain of the paca is well developed, the cortex of the cerebrum being slightly convoluted. In addition to the olfactory system the tactile and aural senses are strongly developed. The development of the optical system, on the other hand, is poor. The hypothalamus-cerebrum index of the paca is 0.17. The relative brain weight in this species is roughly comparable to that of *Indri indri* among the lemurs.

RÉSUMÉ

Le comportement de *Cuniculus paca* en captivité a été étudié sur deux spécimens, une femelle de 2 ans et une femelle de 12 ans, et comparé à celui d'espèces apparentées.

Les pacas sont avant tout des graminivores, mais en captivité ils mangent aussi des œufs crus. Ils prennent leur nourriture debout, sans la saisir dans leurs pattes antérieures. Pour ouvrir les fruits à coques, ils les rongent, sauf pour les noix, qu'ils cassent. Les pacas boivent en position debout, en suçant; c'est un vieux mode de comportement, sans spécificité de groupe. L'urine est toujours excrétée dans l'eau. L'animal le plus vieux excrète ses matières fécales dans l'eau. Le spécimen le plus jeune le fait dans un coin déterminé de l'enceinte, en plein air. Les pacas se tiennent debout pour déféquer et pour uriner.

On ne peut rien dire sur la spécificité de groupe de ces deux comportements à cause de l'absence de comparaison avec des espèces apparentées. On n'a pas observé de vomissements chez les pacas. On n'a pas noté de coprophagie.

La position de sommeil est une position plus ou moins complètement latérale, c'est la position classique de sommeil chez les rongeurs d'après HEDIGER. Pendant le sommeil, les yeux sont parfois ouverts, parfois fermés. En plus, on a observé de nombreuses variations de position de somnolence dont la signification nous échappe.

Le rythme d'activité des pacas en captivité est polyphasique, avec un sommet tard le soir et dans les premières heures de la nuit, et un sommet secondaire vers la fin de la matinée.

Le mode de locomotion des pacas est généralement le trot, mais occasionnellement aussi le pas. Ils se figent quand ils sont en danger et galopent pour fuir. On trouve aussi ces modes de locomotion dans les espèces apparentées.

La toilette est limitée à la tête et aux membres antérieurs. La face est nettoyée symétriquement avec les deux mains, la moitié supérieure du corps étant légèrement relevée, et les membres antérieurs frottant la face de l'arrière à l'avant. Les membres antérieurs sont nettoyés par léchage.

Le comportement de construction du nid chez les pacas en captivité est très simple: un creux pour le sommeil, à partir des matériaux disponibles. Les caisses sont utilisées de préférence comme lieu de sommeil; l'entrée est toujours presque complètement bloquée par des matériaux. Le plus vieil animal exécuta un certain nombre de mouvements de construction de nid, dont on ne peut établir la signification faute de comparaison.

Le territoire est marqué par l'urine. On peut distinguer un sentier principal et un secondaire. Les pistes suivent en gros les limites des enclos interne et externe.

Dans la position d'intimidation, les adversaires se font face, mais ne se dressent pas. Un individu tient son rival en échec en découvrant les dents, en crachant, en grognant et en aboyant, et en émettant des sons modulés aigus. La retraite se fait à reculons, avec des grincements de dents. La mise en vue des dents est une attitude de menace répandue dans tout l'ordre des rongeurs. Dans les combats véritables, les adversaires se tiennent flanc à flanc, leurs têtes contre l'abdomen de leur rival. Des blessures sont infligées lorsque le territoire est menacé, elles sont faites dans la région du museau et des flancs.

Chez les pacas, des mouvements de toilette, de mastication, de morsure d'un objet servent d'activité de substitution. Dans des situations particulières, ces animaux sont capables d'agir avec perspicacité.

Ces observations sur le comportement sont complétées par des données sur le corps, le crâne et la masse cérébrale. Le cerveau du paca est bien développé, le cortex du cerveau antérieur étant légèrement plissé. En plus de l'olfaction, les sens tactile et auditif sont très fortement développés. Par contre, le développement de la vision est faible. L'index hypothalamus-cerveau du paca est de 0.17. Le poids relatif du cerveau chez cette espèce est à peu près comparable à celui de *Indri indri*, parmi les Lémuriens.

LITERATUR

- BREHM, A. E. 1893. *Tierleben. Säugetiere*. Biol. Inst., Leipzig und Wien.
- CABRERA, A. 1961. *Catalogo de los mamíferos de America del Sur*. Vol. II. Imprenta Coni, Buenos Aires.
- EIBL-EIBESFELDT, J. 1956. Über die ontogenetische Entwicklung der Technik des Nüsseöffnens vom Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris* L.). Z. Säugetierk. 21: 132—134.
- 1958. Das Verhalten der Nagetiere. In: HEIMCKE, Lengerken, Starck. *Hdb. Zool.*, 8. Bd., 12. Liefg. P: 88. W. de Gruyter, Berlin.
- ELLERMANN, J. R. 1940. *The families and genera of living rodents*. Vol. I, British Museum, London.
- FREIHEIT, C. F. 1965. *Courtship activity of the Paca*. J. Mammal., 46: 707.
- FREYE, H. A. 1969. *Stachelschweine, Sandgräber, Felsen- und Rohrratten*. In: GRZIMEK's *Tierleben*, Bd. 11/2, P. 398—407, Kindler Verlag, Zürich.
- HEDIGER, H. 1954. *Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus*. Büchergilde Gutenberg, Zürich.
- 1955. Tiere im Schlaf. Documenta Geigy, Basel.
- 1959. Wie Tiere schlafen. Med. Klin. 54: 938—946 und 965—968.
- HEINEMANN, D. 1969. *Die Meerschweinchenverwandten — Ueberfamilie Meerschweinchenartige*. In: GRZIMEK's *Tierleben*, Bd. 11/2, p. 413—447. Kindler Verlag, Zürich.
- KRIEG, H. 1948. *Zwischen Anden und Atlantik*. Hauser, München.
- KRUMBIEGEL, I. 1955. *Biologie der Säugetiere*. Agis Verlag, Krefeld und Baden-Baden.
- MAURER, Fr. 1931. zit. nach J. C. H. de MEIJERE Haare. In: *Handb. vgl. Anat. der Wirbeltiere* von Bolk et al., 1. Bd. P. 590, Urban & Schwarzenberg, Berlin u. Wien.
- MEYER-HOLZAPFEL, M. 1964. *Tierpsychologie, Verhaltensforschung und Psychiatrie*. Akt. Fragen Psychiat. Neurol., 1: 253—294.
- MOOJEN, J. 1952. *Os roedores do Brazil*. Inst. Nac. do Livro, Rio de Janeiro.
- PIECHOCKI, R. 1969. *Die Mäuseverwandten*. In: GRZIMEK's *Tierleben*, Bd. 11/2, p. 301—397, Kindler Verlag, Zürich.
- PILLERI, G. 1959. Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Nagetiergehirnes. Acta anat., Suppl. 38: 1—124.
- 1960. Zum Verhalten der Paka (*Cuniculus paca* LINNAEUS). Z. Säugetierk., 25: 107—111.
- SANDERSON, I. T. 1956. *Säugetiere*. Droemersch Verlaganstalt, München-Zürich.
- SCHOENHOLZER, L. 1959. *Beobachtungen über das Trinkverhalten bei Zootieren*. Der Zool. Garten, 24: 345—434.
- STEPHAN, H. und R. BAUCHOT 1965. *Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei den Halbaffen (Prosimii)*. Acta Zool. 46: 209—231.
- STEINIGER, F. 1952. *Rattenbiologie und Rattenbekämpfung*. Stuttgart.
- TINBERGEN, N. 1952. *Instinktlehre*. Parey, Berlin und Hamburg.
- WANDELER, J. und G. PILLERI. 1965. *Weitere Beobachtungen zum Verhalten von Aplodontia rufa* RAFINESQUE (*Rodentia, Aplodontioidea*) in Gefangenschaft. Z. Tierpsychol. 22: 570—583.



ABB. 1.

- A = Ausgehöhlte Fruchtschale einer Orange
 B = Nagespuren an einer Karotte
 C und E = Von der Breitseite her benagte und ausgehöhlte Wall- und Paranüsse
 D = Mit der Sprengtechnik geöffnete Wallnüsse. Die Sprengfurche verläuft neben der Naht der Nussschale
 F—I = *Cuniculus paca* ♀, jüngeres Tier —

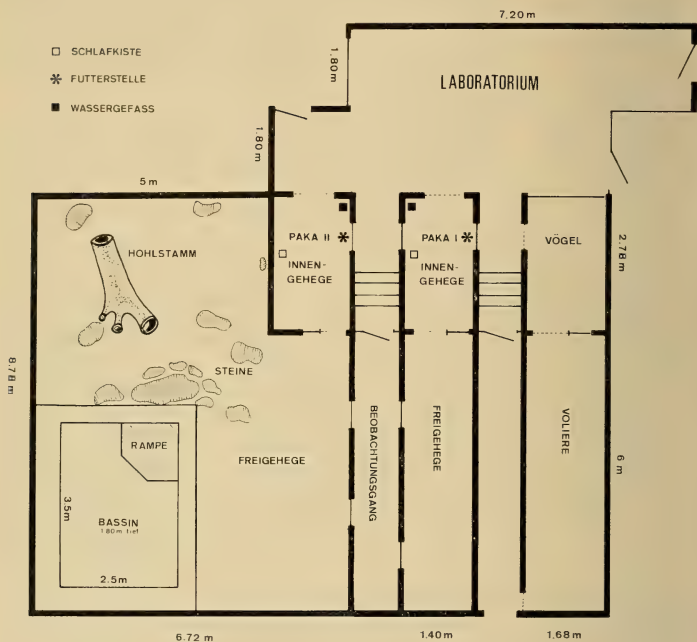


ABB. 2.

Grundriss des Territoriums von Paka I und II.

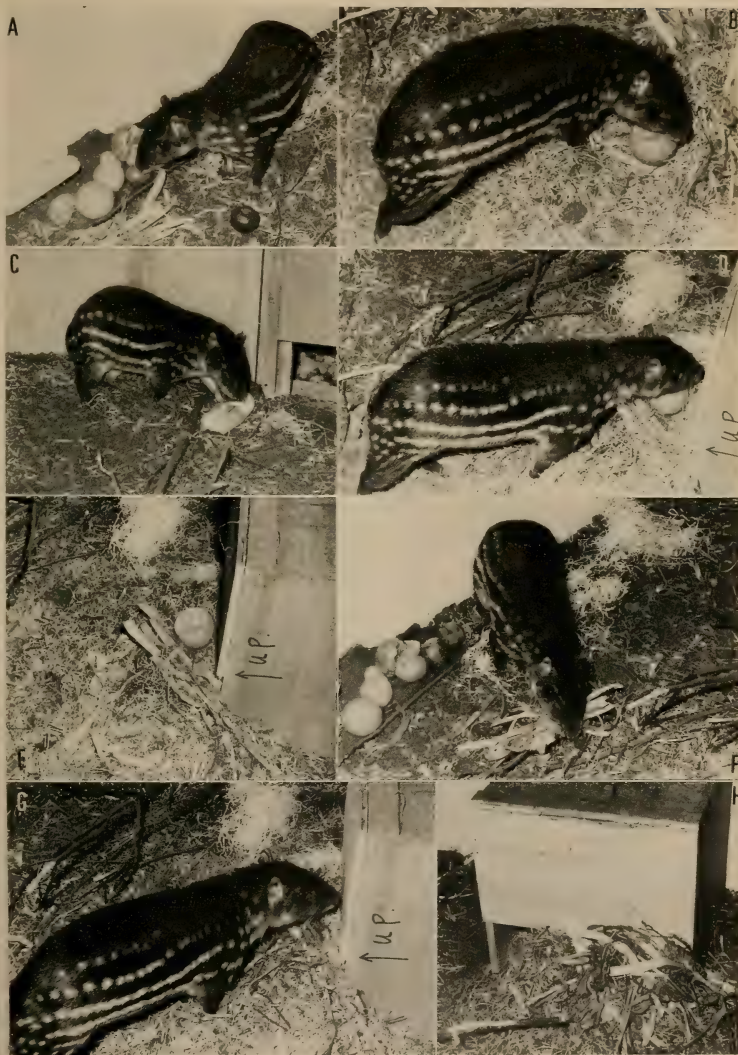


ABB. 3.

Cuniculus paca beim Fressen (A—C).

Salatblätter und Früchte werden vor dem Eingang der Schlafkiste deponiert (D—H).

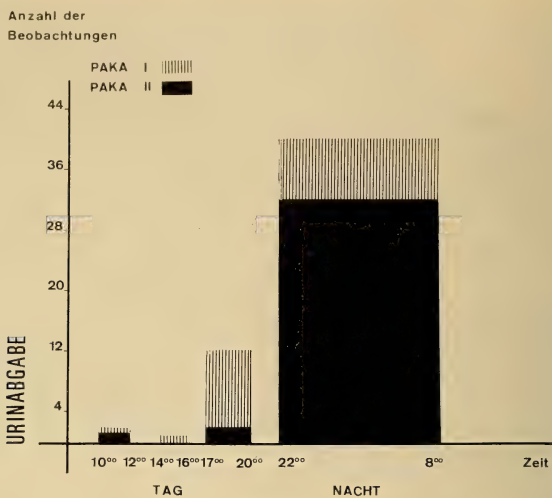


ABB. 4.

Urinabgabe von *Cuniculus paca*.

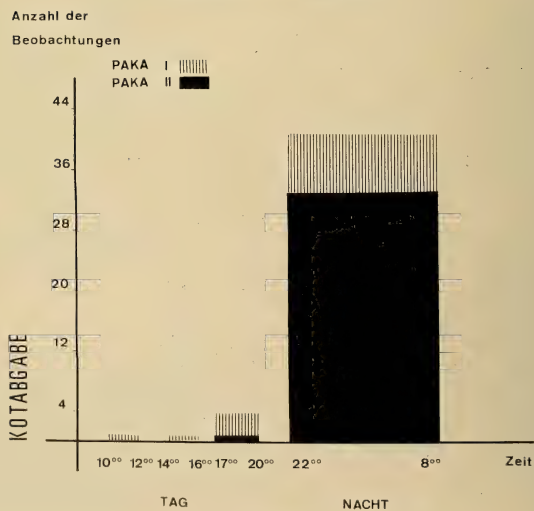


ABB. 5.

Kotabgabe von *Cuniculus paca*.

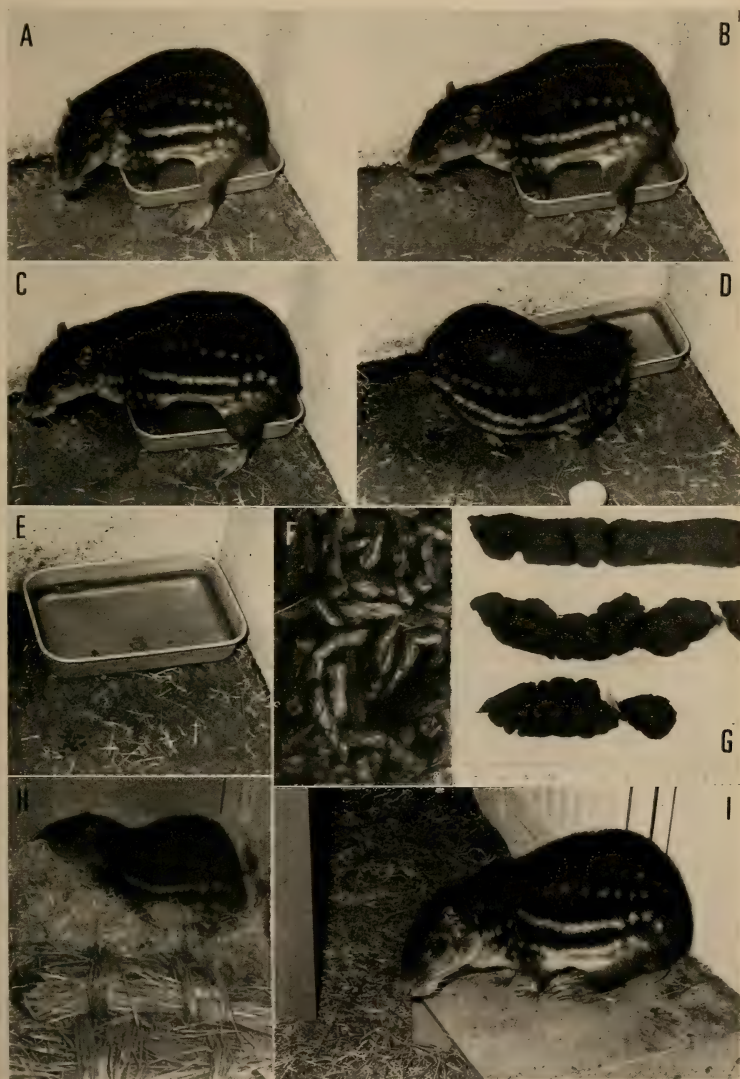


ABB. 6.

Cuniculus paca beim Urinieren (A, B) und Koten (C). Frisch ins Wasser abgesetzte Lösung wird beschnuppert (D). Ins Wasser bzw. im Freien abgesetzter Kot, aus einzelnen Bohnen bestehend (E, F); relativ glatte, in Angstsituationen abgegebene Kotwurst (G). Schlafstellung (H) und Dösestellung (I) von *Cuniculus paca*.

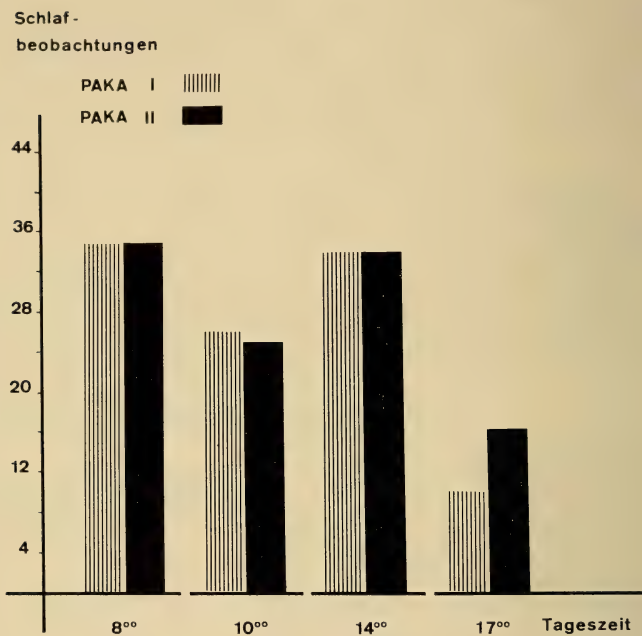


ABB. 7.

Schlafrhythmus von *Cuniculus paca*.

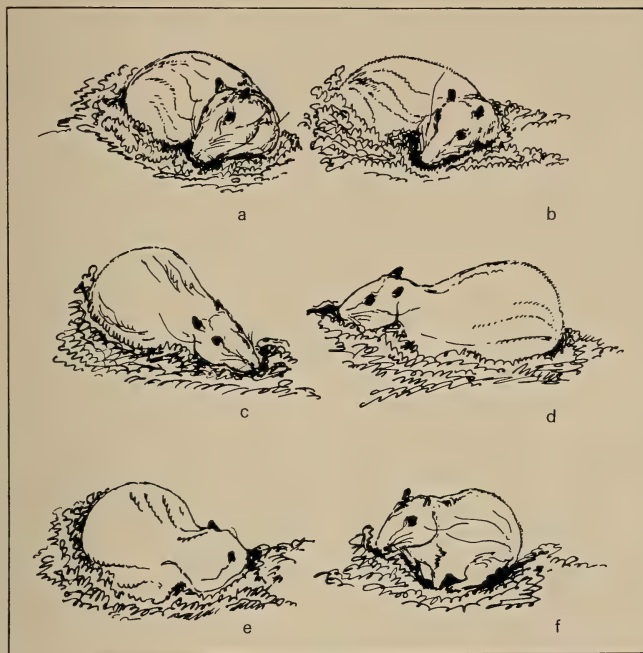


ABB. 8.

Schlafstellungen (b, d, e) und Dösestellungen (a, c, f) von *Cuniculus paca*.

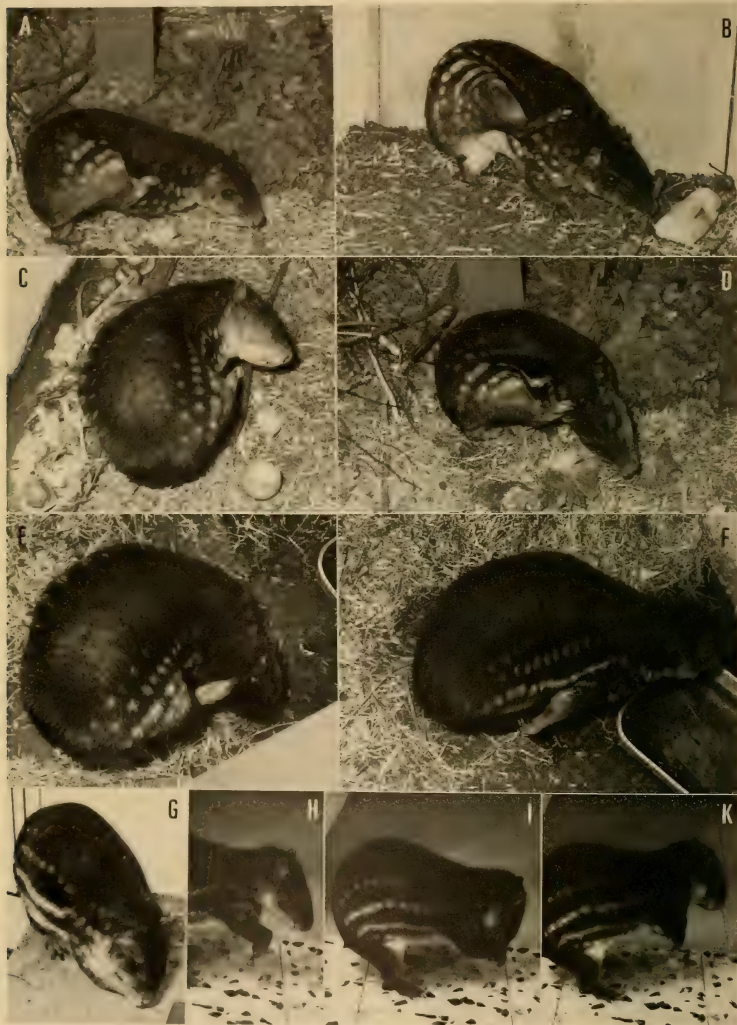


ABB. 9.

Kratzbewegungen werden sowohl mit der Hinter- als auch Vorderextremität ausgeführt (A—F).

Reinigung der Vorderpfoten durch Belecken (G).

Cuniculus paca beim Reinigen des Gesichtes (H—K).

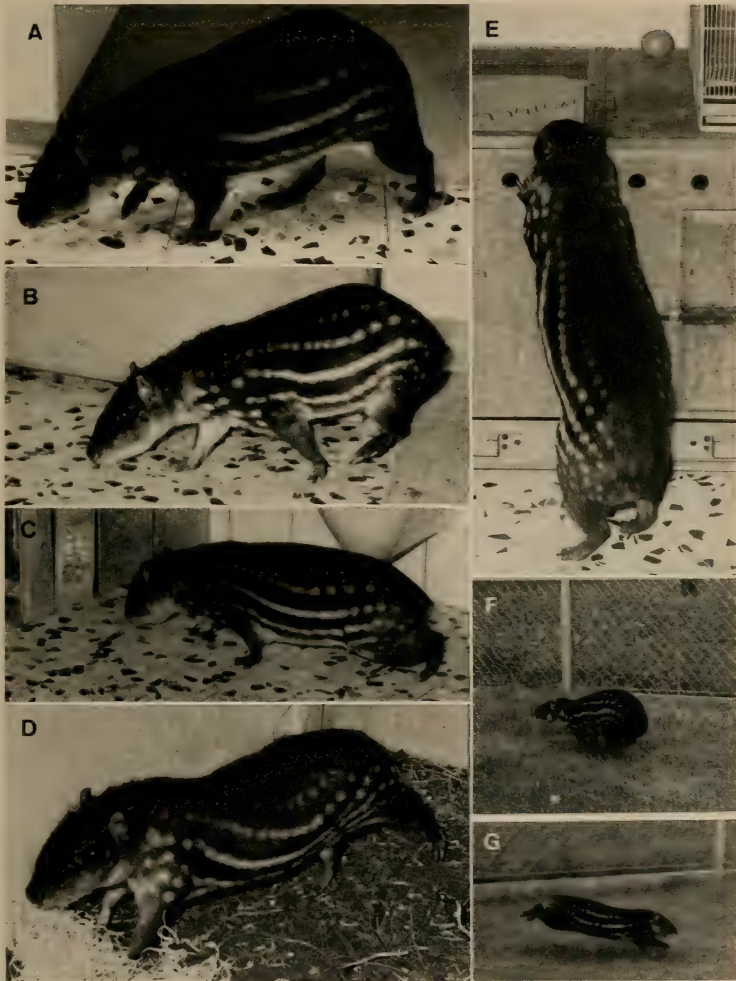


ABB. 10.

Lokomotionstypen von *Cuniculus paca*.

A: Passgang, B: Kreuzgang, C: Kriechen, D: Sich Strecken,
E: Klettern, F und G: Galoppieren.



ABB. 11.

A: Paka beim Verlassen des Nestes. B—G: Materialtransport.
 Das Tier schnappt ein grosses Bündel Holzwohle mit dem Maul,
 schleppt es im Revier umher und deponiert es schliesslich vor der Schlafkiste.



ABB. 12.

- A: Paka zwingt sich durch die enge Nestöffnung ins Freie
 B, H: Das Tier steht auf der Schlafkiste und wirft Nestmaterial von oben herab vor den Eingang
 C—G: Eigene Nestbaubewegungen von Paka I
 I: Mit Heu nahezu vollständig verstopfter Nesteingang
 K: Durch einen Heuballen führender Ausgang ins Freigehege.

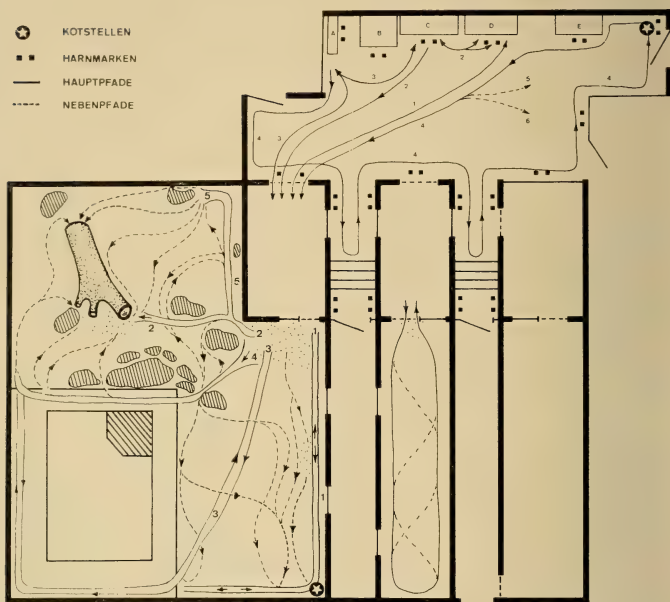
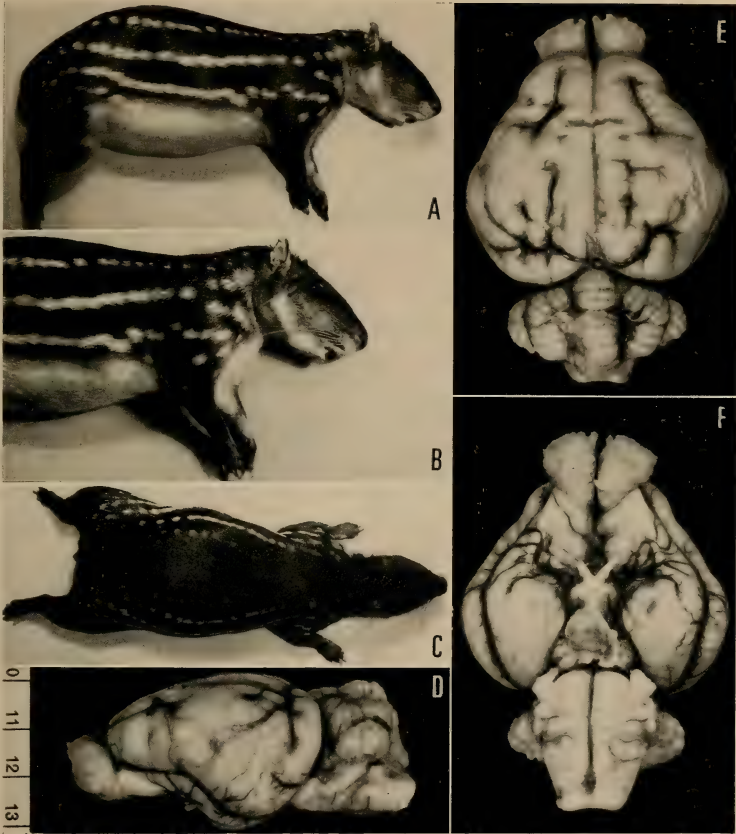


ABB. 13.

Verlauf der Haupt- und Nebenwechsel im Territorium von Paka I und II.
Nähere Erklärung siehe Text.



- ABB. 14.

Cuniculus paca ♀, T 442, Sammlung PILLERI
A: von rechts
B: Kopf- und vordere Körperpartie, von rechts
C: von dorsal
D: Gehirn, laterale Aufnahme
E: Gehirn, dorsale Aufnahme
F: Gehirn, ventrale Aufnahme.



Untersuchungen zur Kälteanpassung und zur Funktion des braunen Fettgewebes bei *Rattus norvegicus* alb.

von

Josef SZESZAK

aus Budapest (Ungarn)

Mit 9 Abbildungen und 4 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

1. EINLEITUNG	390
2. MATERIAL UND METHODEN	393
3. RESULTATE	396
3.1. Untersuchungen zur Kälteanpassung neonater und juveniler Tiere . . .	396
3.1.1. Der Einfluss von Noradrenalin und akuter Kälteexposition auf die Mobilisation der freien Fettsäuren und der Glucose bei neonaten und juvenilen Ratten	396
3.1.2. Der Effekt von Sympathicolytica auf den freie Fettsäure und Glucose- Spiegel im Serum von juvenilen Tieren	400
3.2. Untersuchungen zur Kälteanpassung adulter Tiere	402
3.2.1. Der Einfluss von Noradrenalin und chronischer Kälteexposition auf die Mobilisation der freien Fettsäuren und der Glucose bei adulten Tieren	402
3.2.2. Der Effekt von Sympathicolytica auf den freie Fettsäure- und den Glucose-Spiegel bei adulten Tieren	405
3.3. Untersuchungen am interscapulären braunen Fettgewebe	408
3.3.1. Körperwachstum und Wachstum des interscapulären braunen Fett- gewebes bei juvenilen Ratten	408
3.3.2. Gewichtsänderungen des interscapulären braunen Fettgewebes während chronischer Kälteexposition von adulten Tieren	409

3.3.3. Gewichtsänderungen des denervierten interscapulären braunen Fettgewebes bei chronischer Kältebelastung	411
3.3.4. Der Einfluss der Denervation des interscapulären braunen Fettgewebes auf die Mobilisation der freien Fettsäuren und der Glucose	414
3.3.5. Der Effekt von Sympathicolytica auf das Gewicht des interscapulären braunen Fettgewebes bei chronischer Kälteexposition	416
4. DISKUSSION	416
5. ZUSAMMENFASSUNG	429
6. LITERATUR	431

I. EINLEITUNG

Homöotherme Tiere halten ihre Körpertemperatur in kalter Umgebung innerhalb bestimmter Temperaturschranken konstant. Dies beruht auf zahlreichen physiologischen Mechanismen, die sich in zwei Kategorien einteilen lassen:

a) Mechanismen der Wärmekonservierung (neurophysiologische Mechanismen, hämodynamische Mechanismen sowie Isolationsphänomene).

b) Mechanismen der Wärmeproduktion. Die Wärmeproduktion kompensiert die an der Peripherie entstehenden Wärmeverluste. Sie resultiert aus dem Zusammenwirken zweier Mechanismen: dem Kältezittern und der sogenannten zitterfreien Thermogenese (HEMINGWAY 1963, BRÜCK 1967).

Beim erwachsenen Menschen und einigen adulten Säugern (z.B. Kaninchen, Meerschweinchen, Schaf, usw.) wurde das Kältezittern als wichtigster Mechanismus der Wärmeproduktion ermittelt (BRÜCK 1967). Bei der adulten Ratte ist neben dem Kältezittern auch ein gewisser Betrag zitterfreie Thermogenese nachgewiesen worden (DONHOFFER et al. 1964). Bei der kälteakklimatisierten Ratte (Kälteakklimatisation definiert als Stoffwechselanpassung an die Kälte) wird das Kältezittern vollständig durch die zitterfreie Thermogenese ersetzt (HANNON 1963). Eine vorherrschende Rolle spielt die zitterfreie Thermogenese auch bei den meisten untersuchten neugeborenen Säugern, darunter auch der Ratte, die sich hinsichtlich des Mechanismus der Wärmeproduktion ähnlich wie kälteadaptierte Tiere verhalten (BRÜCK und WÜNNENBERG 1965).

SMITH (1964) sowie SMITH und ROBERTS (1964) fanden, dass bei der Ratte das interscapuläre braune Fettgewebe an der zitterfreien Thermogenese in hohem Masse beteiligt ist. Das interscapuläre braune Fettgewebe kommt in allen bisher untersuchten neugeborenen Säugern vor. Bei adulten Säugern findet es sich nur bei Winterschläfern und bei einigen wenigen Nichtwinterschläfern, wie z.B. der

Ratte und der Maus (BRÜCK 1967). Bei den meisten Nichtwinterschläfern darunter dem Meerschweinchen und dem Kaninchen wird das interscapuläre braune Fettgewebe im Verlaufe der 1.-2. Lebensmonate durch weisses Fettgewebe ersetzt (BRÜCK und WÜNNENBERG 1965, DAWKINS und HULL 1964). Ein ähnlicher Umwandlungsprozess des braunen Fettgewebes wurde auch beim neonaten Menschen beobachtet (PÖHL 1955). Das interscapuläre braune Fettgewebe ist reich mit Nerven und Blutgefässen versorgt (SMITH und ROBERTS 1964). Es hat einen hohen Gehalt an Mitochondrien und an respiratorischen Enzymen (SMITH und HOJER 1962, Uebersicht: JOHANNSON 1959). Damit besitzt es einen bedeutend höhere Stoffwechselaktivität als das weisse Fettgewebe (SMITH 1964). Der neurale Einfluss auf die Funktion des interscapulären braunen Fettgewebes wurde erstmals von HAUSBERGER (1934) experimentell nachgewiesen. SMITH (1964) und WIRSEN (1965) fanden im interscapulären braunen Fettgewebe der Ratte einen hohen Gehalt an Noradrenalin, was auf eine sympathische Innervierung hinwies. Die obenerwähnten Fakten wie reiche Nerven- und Blutversorgung, hoher Mitochondrien und Enzymgehalt usw. sprechen für eine grosse Stoffwechselkapazität und schnelle Reaktionsfähigkeit des interscapulären braunen Fettgewebes.

Die Substrate für die zitterfreie Thermogenese werden durch den Glucose- und Fettstoffwechsel bereitgestellt. Sowohl der Glucose- als auch der Fettstoffwechsel werden vor allem vom sympathischen Nervensystem kontrolliert (GILGEN et al. 1962, HANNON und LARSON 1962, DAWKINS und HULL 1964, MASORO 1966, HIMMS-HAGEN 1967). Bei erhöhtem Energiebedarf, wie dies z.B. bei Kältebelastung der Fall ist, nehmen die freien Fettsäuren im Plasma stark zu, wobei die freien Fettsäuren hauptsächlich durch Noradrenalin aktivierte Lipasen aus dem Fettgewebe freigesetzt werden (Lipolyse). Die freigesetzten freien Fettsäuren werden zum grossen Teil im Fettgewebe selbst oxydiert, zum Teil jedoch werden sie auf dem Blutweg (an Plasma-albumine gebunden) zu verschiedenen Organen und Geweben (Leber, Herz und Skelettmuskel usw.) transportiert und dort verbrannt (WESTERMANN 1966, BRECH und GORDON 1967).

Für die zitterfreie Thermogenese besitzt die direkte Oxydation von Glucose, wie es scheint, nur bei normaler Ernährung eine grössere Bedeutung, da bei Hunger und auch bei Kältebelastung die geringen Glycogen-Reserven (Leber, z.T. Skelettmuskel) schnell erschöpft sind (WESTERMANN 1967, BRECH und GORDON 1967).

Die durch Kälteexposition verursachte Mobilisation der freien Fettsäuren kann also als Hinweis für eine erhöhte sympathische Aktivität, bzw. eine Zunahme der zitterfreien Thermogenese aufgefasst werden. Die Zunahme der sympathischen Aktivität bei adulten Ratten hat eine erhöhte Freisetzung von Noradrenalin zur Folge (HSIEH und CARLSON 1957, HANNON und LARSON 1962, HIMMS-HAGEN 1967, ZEISBERGER und BRÜCK 1967). Die durch die Kälte, bzw. durch die erhöhte Freisetzung von Noradrenalin, aber auch durch exogene Zufuhr desselben

bewirkte Zunahme der Substrate im Serum und deren gesteigerte Oxydation wird als kalorigener Effekt von Noradrenalin bezeichnet (GILGEN et al. 1962, HANNON und LARSON 1962).

ZEISBERGER und BRÜCK (1967) benützten diese stoffwechselsteigernde Wirkung von Noradrenalin, um Daten über das Ausmass der zitterfreien Thermogenese zu erhalten.

In den Arbeiten von BUCHANAN und HILL (1947), HILL (1947), HAHN (1956), ADOLPH (1957), POZOPKO (1961) an der neonaten Ratte wurde gezeigt, dass die Thermoregulation dieser Tiere noch nicht ausgereift ist. So werden die Mechanismen der Wärmekonservierung (wie z.B. Isolation, Vasomotorik usw.) und das Kältezittern erst im Verlaufe der Postembryonalzeit entwickelt.

Die von uns bis heute vorgefundenen Angaben über die zitterfreie Thermogenese bei neugeborenen Ratten (FAIRFIELD 1948, ADOLPH 1957, TAYLOR 1960, MOORE und UNDERWOOD 1963), erlauben keine eindeutige Aussagen über deren Reife. Es ist daher ein Bedürfnis weitere Daten über die zitterfreie Thermogenese der neonaten Ratten in Erfahrung zu bringen. Ebenso erschien es uns als wichtig die Stoffwechseländerungen (freie Fettsäure- und Glucose-Mobilisation) bei adulten Ratten zu untersuchen, um so feststellen zu können ob und wie weit sich diese von denen der neugeborenen Tiere unterscheiden.

SMITH (1964) berichtete über eine Hypertrophie des interscapulären braunen Fettgewebes adulter Ratten nach chronischer Kälteexposition. Genauere Angaben über den zeitlichen Verlauf dieser Hypertrophie sowie über die daran beteiligten Mechanismen fehlen jedoch. In der vorliegenden Arbeit wurde daher auch versucht, durch Denervationen und durch pharmakologische Beeinflussung des interscapulären braunen Fettgewebes weitere Daten über dessen Funktion und über die Mechanismen die zur Hypertrophie führen, zu erhalten.

Die zur zitterfreien Thermogenese benötigten Substrate werden bei hungernden Tieren ausschliesslich aus körpereigenen Reserven bereitgestellt. Da bei satten Tieren (bei normaler Ernährung) alimentäre Einflüsse auf die Substratmobilisation zu erwarten sind, war es von besonderem Interesse vorhandene Unterschiede des freien Fettsäure-, bzw. Glucose-Stoffwechsels aufzuzeigen.

Die Versuche wurden in den Laboratorien der Medizinisch-Biologischen Forschungsabteilung der Firma Sandoz A.G. Basel, durchgeführt. An dieser Stelle möchte ich die Gelegenheit benützen, Herrn Direktor P. D. Dr. A. Cerletti für die grosszügige Unterstützung meiner Arbeit und für das Gastrecht zu danken, das mir auch ermöglichte, durch den regen Kontakt mit seinem Mitarbeitern wertvolle Erfahrungen zu sammeln.

Besonders möchte ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Flückiger für die Problemstellung, das grosse Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, und für die ständige Hilfsbereitschaft in fachlichen wie auch in persönlichen Belangen danken.

2. MATERIAL UND METHODEN

Als Versuchstiere dienten adulte männliche Laborratten (*Rattus norvegicus alb.*) im Gewicht von 180-220 g, sowie Tiere beiderlei Geschlechts im Alter von 2-35 Tagen. Die Tiere stammten aus der betriebseigenen Tierzucht der Firma Sandoz A.G. Basel, wo sie seit über 20 Jahren gezüchtet werden.

TIERHALTUNG

1. **Adulte Tiere:** Die adulte Ratten wurden 5 Tage vor Versuchsbeginn bei konstanten Bedingungen (Temperatur ca. 22° C, Licht: 12 Stunden/Tag, und Luftfeuchtigkeit etwa 40%) gehalten.

- a) „satte Tiere“ erhielten Futter (Mäuse-Ratten-Zuchtwürfel Nr. 194, der Firma Nafag A.G. Gossau, St.-Gallen) und bis zum Versuchsbeginn Wasser ad libitum.
- b) „hungernden Tieren“ wurde das Futter 20 Stunden vor Versuchsbeginn entzogen, Wasser jedoch erhielten sie bis zum Versuchsbeginn ad libitum.

2. **Juveniltiere:** Trächtige Rattenweibchen wurden wenige Tage vor der Geburt in Einzelkäfigen gehalten und periodisch kontrolliert. Die so erhaltenen Altersangaben der neugeborenen Tiere wiesen einen Fehler von höchstens ± 12 Stunden auf. Eine optimale Entwicklung der Jungtiere wurde durch die Beschränkung der Wurfgrösse auf 8-9 Tiere pro Muttertier gewährleistet.

- a) „satte Tiere“ wurden bis zum Versuchsbeginn bei der Muttertier belassen.
- b) „hungernde Tiere“ dagegen wurden 20 Stunden vor Versuchsbeginn von der Mutter getrennt und für diese Zeit in einem Wärmeschrank ($32 \pm 1^\circ \text{C}$) untergebracht. Die hungernden Jungtiere erhielten während dieser 20 Stunden kein Wasser.

VERSUCHE MIT NORADRENALIN UND KÄLTEEXPOSITION

In einer Versuchsreihe an hungernden und satten adulten Ratten (bei $22 \pm 1^\circ \text{C}$) wurde die Dosis Noradrenalin ermittelt, welche einen deutlichen, aber submaximalen Konzentrationsanstieg der freien Fettsäuren im Serum verursacht. Dies wurde mit 0,2 mg/kg Körpergewicht i.p. erreicht. Der durch Noradrenalin verursachte Konzentrationsanstieg der freien Fettsäuren war genügend niedrig, um noch weitere durch Kälteexposition verursachte Zunahmen der freien Fettsäuren erkennen zu lassen.

Das Noradrenalin wurde in physiologischer NaCl-Lösung gelöst und in einem Volumen von 1 ml/kg Körpergewicht i.p. injiziert. Kontrolltiere erhielten jeweils entsprechende Volumina 0,9% NaCl-Lösung i.p. verabreicht.

Der Einfluss von Noradrenalin und Kälte auf die Mobilisation der freien Fettsäuren und der Glucose unserer Ratten wurde in zwei Versuchsreihen mit unterschiedlicher Kältebelastungsdauer geprüft. Es stand hierzu ein Kühlraum mit einer konstanten Temperatur von $6 \pm 1^\circ \text{C}$ zur Verfügung.

- a) **Akute Kälteexposition:** satte und hungernde adulte und juvenile Ratten wurden in Einzelkäfigen der Kälte ausgesetzt.

Zu Beginn der Kältebelastung erhielten die Tiere 0,2 mg/kg Körpergewicht Noradrenalin i.p. injiziert. Nach 15 bzw. 30 oder 60 Minuten ($t_0 + 15'$, $t_0 + 30'$, $t_0 + 60'$) wurden die Tiere decapitiert. Das Blut wurde in Zentrifugengläsern aufgefangen und sofort (5 000 U/M) zentrifugiert. In dem so erhaltenen Serum wurden die Konzentrationen der freien Fettsäuren und der Glucose bestimmt. Bei den Jungtieren konnten nur die freie Fettsäure- und Glucose-Bestimmungen nach 15 Minuten ($t_0 + 15'$) durchgeführt werden, da die Tiere mehrheitlich bereits nach 30 Minuten starben.

- b) **Chronische Kälteexposition:** Adulte Tiere wurden während 1-30 Tagen in Einzelkäfigen bei $6 \pm 1^\circ \text{C}$ gehalten. Jeweils am Versuchstag erhielten die Tiere 0,2 mg/kg Körpergewicht Noradrenalin oder 1 ml/kg Körpergewicht 0,9% NaCl-Lösung i.p. Nach 15, 30 oder 60 Minuten wurden die Tiere decapitiert. Alle in den Abbildungen dargestellten Werte der freien Fettsäuren und der Glucose wurden bei chronischer Kältebelastung, 15 Minuten nach einer 0,9% NaCl-Lösung Injektion, bzw. nach einer Noradrenalin-Gabe ($t_0 + 15'$) bestimmt. Der Beginn sämtlicher Versuche fiel in die Zeit von 10,30-11,00 Uhr.

BESTIMMUNG DER FREIEN FETTSÄUREN DES SERUMS

Die Bestimmung der freien Fettsäuren im Serum wurden nach der Methode von DOLE (1956) durchgeführt. Die Titrationen wurden jedoch wie folgt modifiziert.

- a) Der Indikator Thymolblau wurde durch Nilblau A (Fluca A.G.) ersetzt. Nilblau A 0,02%-Lösung (0,2%-wässrige-Lösung mit Aethanol 1:10 verdünnt) ermöglicht eine bessere Beurteilung des Endpunktes der Titration und es liefert noch bei starker Verdünnung gut reproduzierbare Werte.
- b) Zur Bestimmung der freien Fettsäuren adulter Tiere wurde jeweils 1 ml Serum verwendet und mit 0,18 n NaOH titriert (DOLE verwendet 0,018 n NaOH).

- c) Zur Bestimmung der freien Fettsäuren bei neonaten und juvenilen Tieren wurde jeweils nur 0,1 ml Serum verwendet (DOLE 1 ml). Als Indikator diente eine 0,002% (0,02%-wässrige-Lösung mit Aethanol 1:10 verdünnt) Nilblau A-Lösung.

Die gefundene Konzentrationen der freien Fettsäuren im Serum sind in $\mu\text{Äq/Liter}$ ausgedrückt.

BESTIMMUNG DER GLUCOSE IM SERUM

Die Bestimmung der Glucose erfolgte sowohl bei adulten als auch bei juvenilen Tieren mit 0,1 ml Serum, enzymatisch (Glucose-Oxydase/Peroxydase-Methode) in Form der „Test-Kombination“ der Firma C. F. Boehringer und Söhne, Mannheim (TC-M-II, Art. Nr. 15983).

Als Messgerät diente ein Eppendorf-Spektralphotometer. Die Konzentrationen der Glucose im Serum werden in mg% angegeben.

VERWENDETE PHARMAKA

Folgende Pharmaka des autonomen Nervensystems wurden verwendet.

	Akut-Versuch (akute Kältebelastung)	Chronisch-Versuch (chron. Kältebelastung)
Syrosingopin (CIBA A.G., Basel)	0,3 mg/kg i.p. ($t_0 + 24^h$)	0,1 mg/kg i.p. (1 \times Tägl.)
Guanethidin (CIBA A.G., Basel)	5 mg/kg i.p. ($t_0 + 180'$)	
Propranolol (I.C.I., London)	1 mg/kg i.p. ($t_0 + 90'$)	1 mg/kg i.p. (2 \times Tägl.)
Dihydroergotamin (SANDOZ A.G., Basel)	1 mg/kg i.p. ($t_0 + 90'$)	1 mg/kg i.p. (2 \times Tägl.)
Noradrenalin bitartrat (FARBWERKE HOECHST A.G.)	0,2 mg/kg i.p.	

VERSUCHE AM INTERSCAPULÄREN BRAUNEN FETTGEWEBE

Die Denervation des interscapulären braunen Fettgewebes wurde nach der Methode von HAUSBERGER (1934), jedoch bilateral durchgeführt. Daneben wurde eine Gruppe von Tieren *sham*-operiert. Dabei wurde das interscapuläre braune Fettgewebe sorgfältig möglichst ohne Gefäßverletzungen von seiner Muskelunterlage (*M. spinotrapezius*) gelöst und dann wieder versorgt. Die in das braune Fettgewebe eintretenden Nerven wurden dabei nicht beschädigt. Zur Gewichtsbestimmung wurde das interscapuläre braune Fettgewebe herauspräpariert. Nach Entfernung des das braune Fettgewebe überdeckenden, weissen Fettgewebes wurde die darunter liegende Hauptmasse, wie auch die unter dem *M. spinotrapezius* und der *Latissimus dorsii* führende Lappen des interscapulären braunen Fettgewebes herauspräpariert.

STATISTIK

Die in den Tabellen und Abbildungen aufgeführte Werte stellen Mittelwerte aus je 6-15 Einzelwerten dar.

Es wurde der mittlere Fehler des Mittelwertes berechnet. Unterschiede zwischen zwei Mittelwerten wurden als signifikant angesehen, wenn die Irrtumswahrscheinlichkeit $P \leq 0,05$ war.

ABKÜRZUNGEN

Dihydroergotamin: DHE

braunes Fettgewebe: BFG

Noradrenalin: NA

weisses Fettgewebe: WFG

Unveresterte oder freie Fettsäuren: FFS

Äquivalent: Äq

milli-Äquivalent: mÄq

mikro-Äquivalent: μ Äq

mg%: mg/100 ml

3. RESULTATE

3.1. UNTERSUCHUNGEN ZUR KÄLTEANPASSUNG NEONATER UND JUVENILER RATTEN

Die Untersuchungen wurden jeweils an satt und hungernden, neonaten und juvenilen Tieren durchgeführt. Dabei wurde die folgende Versuchsanordnung gewählt:

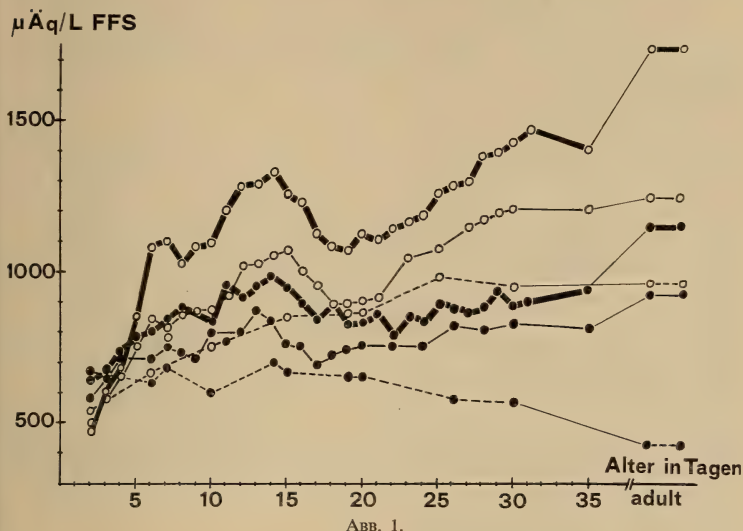
- a) Kontrolltiere bei Zimmertemperatur
- b) Versuchstiere bei akuter Kälteexposition (15 Minuten)
- c) Versuchstiere bei akuter Kälteexposition und zusätzlicher NA-Injektion ($t_0 + 15'$)

3.1.1. DER EINFLUSS VON NA UND AKUTER KÄLTEEXPOSITION AUF DIE MOBILISATION DER FFS UND DER GLUCOSE BEI NEONATEN UND JUVENILEN RATTEN

Entwicklung der FFS-Mobilisation

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe werden in Abbildung 1 dargestellt. Bis zum 5. Postembryonaltag sind die FFS im Serum von satt neonaten Ratten in den Versuchsgruppen a, b und c deutlich höher als die entsprechende FFS im Serum von hungernden Tieren. Dagegen wurde vom 5. Postembryonaltag an im Serum von hungernden Tieren unter Bedingungen a, b und c höhere FFS-Werte bestimmt als bei den entsprechenden satt Tieren.

Der FFS-Serumspiegel zeigt bei hungernden Kontrolltieren (Zimmertemp.) im Verlaufe der ersten 25 Tage eine langsame kontinuierliche Zunahme. Demgegenüber nehmen die FFS im Serum von sattten Tieren, im gleichen Zeitabschnitt langsam ab.



Entwicklung des FFS-Mobilisationsvermögen von neonaten und juvenilen Ratten.

- — ○ hungernde Tiere, NA + Kältebelastung
- — ○ hungernde Tiere, Kältebelastung
- - - - ○ hungernde Tiere, Zimmertemperatur
- — ● satte Tiere, NA + Kältebelastung
- — ● satte Tiere, Kältebelastung
- - - - ● satte Tiere, Zimmertemperatur

Bei den hungernden Ratten sind die FFS im Serum nach akuter Kälteexposition und zusätzlicher NA-Gaben vom 5. Tag an durchwegs um etwa $200-300 \mu\text{Äq/L}$ höher als nach akuter Kältebelastung allein. Bei sattten Tieren sind diese Unterschiede mit ca. $100-200 \mu\text{Äq/L}$ weniger gross.

Bei hungernden Tieren stellen wir in den ersten 14 Lebenstagen bei allen Versuchsgruppen einen starken Anstieg der Konzentrationen der FFS fest und zwar bei Kontrolltieren (Zimmertemperatur) um ca. $300 \mu\text{Äq/L}$, sowie etwa $600 \mu\text{Äq/L}$ nach akuter Kälteexposition, bzw. um ca. $900 \mu\text{Äq/L}$ nach akuter Kältebelastung und zusätzlicher NA-Gabe. Die entsprechende Zunahmen der

FFS im Serum von satten Tieren betragen in der gleichen Zeitspanne etwa $30 \mu\text{Äq/L}$ bei Kontrolltieren, ca. $300 \mu\text{Äq/L}$ nach akuter Kältebelastung und etwas mehr ($350 \mu\text{Äq/L}$) nach akuter Kältebelastung und zusätzlicher NA-Injektion. Die Zunahmen der FFS von satten Tieren sind damit wesentlich geringer als diejenigen hungernder Tiere.

Vom 15.-20. Lebenstag wurde ein vermindertes Ansprechen der FFS auf akute Kältebelastung, bzw. auf akute Kältebelastung und NA-Gaben beobachtet. Bei den Grundwerten konnte in dieser Zeit kein Abweichen von der allgemeinen Tendenz festgestellt werden.

Vom 20.-35. Lebenstag wurde bei hungernden juvenilen Ratten eine weitere Zunahme der FFS nachgewiesen, und zwar sowohl nach akuter Kälteexposition als auch nach akuter Kälteexposition und zusätzlicher NA-Injektion. Am 35. Lebenstag erreichen die FFS im Serum die Werte von $1210 \pm 33 \mu\text{Äq/L}$ nach akuter Kältebelastung und $1470 \pm 76 \mu\text{Äq/L}$ nach Kälteexposition und NA-Gabe. Die Zunahmen der FFS bei den entsprechenden satten Tieren sind zur gleichen Zeit weniger gross: es werden die Werte von $820 \pm 44 \mu\text{Äq/L}$ nach Kälteexposition, bzw. $940 \pm 32 \mu\text{Äq/L}$ nach Kälteexposition und zusätzlicher NA-Injektion erreicht. Am 35. Lebenstag haben hungernde und satte Tiere nach akuter Kälteexposition die jeweiligen Maximalwerte der FFS-Mobilisation von adulten Tieren nahezu erreicht. Demgegenüber kann bei Tieren bei akuter Kältebelastung und zusätzlicher NA-Gaben bis zum Erreichen des Serum-FFS-Spiegel adulter Ratten eine weitere Zunahme nach dem 35. Lebenstag um etwa $200 \mu\text{Äq/L}$ bei satten und um $350 \mu\text{Äq/L}$ bei hungernden Tieren festgestellt werden.

Entwicklung der Glucose-Mobilisation

Die Versuchsanordnung die zu Beginn dieses Kapitels beschrieben worden ist (a., b. und c.) wurde beibehalten. Die Resultate dieser Untersuchungsreihe werden in Abbildung 2 dargestellt. Die Konzentrationen der Glucose im Serum von satten und hungernden Kontrolltieren (bei Zimmertemperatur) nehmen während der 35 tägigen Versuchsdauer langsam und kontinuierlich zu. Die Zunahmen betragen für beiden Gruppen etwa 40 mg%. Wie es aus Abbildung 2 hervorgeht, sind die Glucose-Konzentrationen im Serum von satten Tieren (unter Bedingungen a., b. und c.) während der ganzen Versuchsperiode von 2-35 Tagen durchschnittlich um etwa 50-60 mg% höher als die entsprechenden Glucose-Werte von hungernden Tieren in der gleichen Zeitspanne. Eine Parallellität der beiden Glucose-Mobilisationskurven nach akuter Kältebelastung, bzw. nach akuter Kältebelastung und NA-Injektionen ist wiederum sowohl bei satten als auch bei hungernden Tieren feststellbar. Dagegen sind die bereits für die FFS-Mobilisationskurven beschriebenen Niveau-Unterschiede zwischen Tieren mit Kältebelastung und solchen nach Kältebelastung und zusätzlichen NA-Gaben in den beiden Gruppen der satten und hungernden Tiere eher gering.

Vom 4.-6. Lebenstag wurde bei Tieren nach akuter Kältebelastung und NA-Gaben eine starke Zunahme der Glucose-Konzentrationen im Serum von sowohl sattten als auch von hungernden Tieren festgestellt. In diesem Zeitabschnitt beträgt die Zunahme für beiden Gruppen durchschnittlich 60 mg %. Dagegen konnten wir nach nur akuter Kälteexposition nur eine kleinere Zunahme zwischen dem 5. und

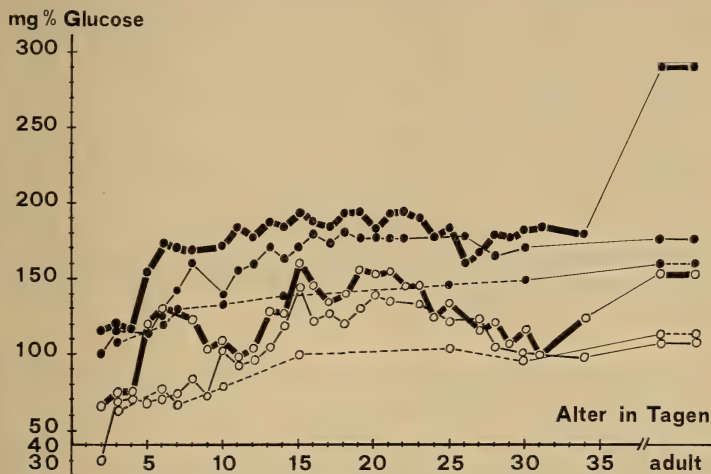


ABB. 2.

Entwicklung des Glucose-Mobilisationsvermögen von neonaten und juvenilen Ratten.

- — ○ Hungernde Tiere, NA + Kältebelastung
- — ○ hungernde Tiere, Kältebelastung
- - - - ○ hungernde Tiere, Zimmertemperatur
- — ● satte Tiere, NA + Kältebelastung
- — ● satte Tiere, Kältebelastung
- - - - ● satte Tiere, Zimmertemperatur

8. Lebenstag bei sattten Tieren um 45 mg %, und zwischen dem 7. und 15. Lebenstag bei hungernden Tieren um etwa 70 mg % feststellen.

Vom 7. Lebenstag an wird bei sattten Tieren bei etwa 160-170 mg % Glucose nach Kälteexposition, sowie bei 180-190 mg % nach akuter Kältebelastung und NA-Gaben eine Plateaubildung festgestellt. Dagegen werden bei hungernden Tieren grössere Schwankungen der Glucose-Konzentrationen im Serum beobachtet. So wird zwischen dem 6. und etwa 11. Lebenstag, sowie zwischen dem 21. und 31. Lebenstag ein Absinken der Glucose-Konzentrationen im Serum nach Kältebelastung bzw. nach Kältebelastung und NA-Gaben beobachtet: etwa zu

gleicher Zeit wo bei den entsprechenden Tieren ein starkes Ansteigen der FFS im Serum nachweisbar ist.

Die Ueberlebensrate juveniler Ratten bei chronischer Kältebelastung

Wir stellten fest, dass neonate Ratten eine Kältebelastung bei $6 \pm 1^\circ \text{C}$ nicht länger als 30 Minuten überleben können. Wir ermittelten daher das Alter der juvenilen Tiere, von dem an ein Ueberleben (unbegrenzt) möglich war. Die Versuche wurden mit je 20 Ratten pro Altersgruppe, die aus mehreren Würfen stammten durchgeführt. Die Angaben wurden von satten Tieren ohne Beisein des Muttertieres gewonnen.

Unsere Ratten im Alter von 2-7 Tagen starben bereits nach einer 30 minütigen Kältebelastung ($6 \pm 1^\circ \text{C}$) bis zu 90%. Durch die Anwesenheit des Muttertieres kann die Ueberlebenszeit nur unwesentlich, nämlich nur um 4-5 Stunden verlängert werden. Als eine für die Reifung der Thermoregulation wichtige Periode muss die Zeit zwischen dem 12. und 14. Postembryonaltag angesehen werden, da am 13. Tag bereits 50% der Tiere, am 14. Postembryonaltag sogar 90% der Tiere eine chronische Kältebelastung überleben.

3.1.2. DER EINFLUSS VON SYMPATHICOLYTICA AUF DEN FFS UND GLUCOSE-SPIEGEL IM SERUM VON JUVENILEN TIEREN

Es gelangten satte und hungernde Ratten im Alter von 5, 10, 14, 20 und 28 Tagen zur Untersuchung. Ein Teil der Tiere wurde mit Syrosingopin (0,3 mg/kg i.p. 24 Stunden vor Versuchsbeginn) und mit Guanethidin (5 mg/kg i.p. 180' Minuten vor Versuchsbeginn) vorbehandelt, ein anderer Teil von etwa 10 Tieren diente als Kontrolle.

Sowohl Versuchstiere als auch die Kontrollen wurden zu Versuchsbeginn akut der Kälte exponiert.

Der Einfluss von Sympathicolytica auf die FFS im Serum

Die Ergebnisse werden in Tabelle 1 dargestellt. Bei 5 Tage alten satten und hungernden Tieren konnten wir sowohl mit Syrosingopin als auch mit Guanethidin keine signifikante Hemmung der FFS-Mobilisation feststellen. Am 10. Lebenstag war nur mit Guanethidin eine signifikante Hemmung der FFS-Mobilisation nachweisbar und zwar um etwa 12% bei satten und um 13% bei hungernden Tieren. Erst vom 14. Lebenstag an war eine grössere Hemmung der FFS-Mobilisation sowohl durch Syrosingopin als auch durch Guanethidin festzustellen. Am 28. Lebenstag beträgt die Hemmwirkung ca. 40% für Syrosingopin und etwa 50% für Guanethidin bei satten Tieren. Für hungernde Tiere betragen die entsprechenden Werte etwa 20% (mit Syrosingopin) und 30% (mit Guanethidin).

	Alter in Tagen	SATTE TIERE		HUNGERNDE TIERE	
		% FFS	% Glucose	% FFS	% Glucose
Syrosingopin	5.	0	+18 S	-3 NS	+27 S
	10.	-6 NS	-18 NS	-12 NS	-17 S
	14.	-7 NS	-4 NS	-15 S	+16 S
	20.	-28 S	-8 NS	-17 S	+12 NS
	28.	-38 S	0	-22 S	+7 NS
Guanethidin	5.	-10 NS	+8 NS	-14 NS	+100 S
	10.	-12 S	-9 NS	-13 S	+10 S
	14.	-8 S	0	-23 S	+16 S
	20.	-17 S	-9 NS	-48 S	+23 S
	28.	-51 S	-2 NS	-32 S	+24 S

TABELLE 1a

Prozentuale Veränderung der FFS- und der Glucose-Mobilisation von juvenilen Ratten
in der Kälte durch Syrosingopin und Guanethidin.

Ns = p > 0,05, S = p ≤ 0,05

	Alter in Tagen	SATTE TIERE		HUNGERNDE TIERE	
		FFS $\mu\text{Äq/L}$	Glucose mg %	FFS $\mu\text{Äq/L}$	Glucose mg %
Syrosingopin	5.	751 ± 20	150 ± 7	720 ± 42	90 ± 13
	10.	750 ± 32	132 ± 6	757 ± 80	83 ± 6
	14.	778 ± 77	155 ± 8	909 ± 68	133 ± 7
	20.	545 ± 20	161 ± 13	754 ± 32	154 ± 6
	28.	504 ± 26	165 ± 7	930 ± 59	114 ± 6
Guanethidin	5.	678 ± 55	137 ± 5	740 ± 64	142 ± 6
	10.	699 ± 55	141 ± 10	746 ± 27	110 ± 5
	14.	772 ± 32	161 ± 6	820 ± 67	134 ± 8
	20.	630 ± 42	160 ± 15	473 ± 42	168 ± 6
	28.	399 ± 20	163 ± 7	814 ± 27	130 ± 5
Kontrollen akute Kälte	5.	750 ± 37	127 ± 8	741 ± 46	71 ± 4
	10.	797 ± 26	155 ± 14	857 ± 33	100 ± 2
	14.	841 ± 29	161 ± 12	1070 ± 41	115 ± 6
	20.	762 ± 55	176 ± 20	909 ± 27	137 ± 12
	28.	815 ± 63	166 ± 12	1195 ± 60	105 ± 10

TABELLE 1b

Veränderungen der FFS- und der Glucose-Mobilisation von juvenilen Ratten
in der Kälte durch Syrosingopin und Guanethidin

Der Einfluss von Sympathicolytica auf die Konzentrationen der Glucose im Serum

Bei sattten Tieren zeigten die beiden Pharmaka Syrotingopin und Guanethidin keine deutliche Wirkung auf die Glucose-Mobilisation (Tab. 1). Bei hungernden Tieren ist die Wirkung von Syrotingopin bei allen untersuchten Altersstufen (5, 10, 14, 20 und 28 Tage) ebenfalls nicht ausgeprägt. Demgegenüber konnte mit Guanethidin eine signifikante Zunahme der Glucose-Konzentrationen im Serum von hungernden Tieren festgestellt werden.

3.2. UNTERSUCHUNGEN ZUR KÄLTEANPASSUNG ADULTER TIERE

Die Versuche wurden auch in diesen Versuchsreihen an sattten und an hungernden Tieren durchgeführt.

Es gelangten wiederum:

- a) Kontrolltiere bei Zimmertemperatur
- b) Versuchstiere nach chronischer Kältebelastung
- c) Versuchstiere nach chronischer Kältebelastung und zusätzlicher NA-Gabe ($t_0 + 15'$) zur Untersuchung.

Am ersten Tag der Versuchsreihe wurden die Tiere nur einer akuten Kältebelastung von 15 Minuten Dauer ausgesetzt. Den chronisch kälteexponierten Tieren der folgenden Tage wurden jeweils am Versuchstag zusätzlich NA ($t_0 + 15'$) verabreicht.

3.2.1. DER EINFLUSS VON NA UND CHRONISCHER KÄLTEBELASTUNG AUF DIE MOBILISATION DER FFS UND DER GLUCOSE BEI ADULTEN TIEREN

Die Änderungen der FFS im Serum von adulten Ratten bei chronischer Kältebelastung

Die Mobilisation der FFS, dargestellt in Abbildung 3, zeigt sowohl bei sattten als auch bei hungernden Tieren deutliche Unterschiede, die den einzelnen Untersuchungsreihen entsprechen (a., b. und c.). Die FFS im Serum unserer Kontrolltiere (Zimmertemperatur) betrugen $430 \pm 27 \mu\text{Äq/L}$ bei sattten und $950 \pm 45 \mu\text{Äq/L}$ bei hungernden Tieren. Nach einer 15 minütigen Kältebelastung, also im Akut-Versuch, stellten wir einen massiven Anstieg der FFS im Serum fest, und zwar von $430 \pm 27 \mu\text{Äq/L}$ auf $930 \pm 18 \mu\text{Äq/L}$ bei sattten und von $950 \pm 45 \mu\text{Äq/L}$ auf $1348 \pm 100 \mu\text{Äq/L}$ bei hungernden Tieren. Einer zusätzlichen Gabe von NA im Akut-Versuch entspricht eine weitere Zunahme der FFS im Serum, nämlich von $930 \pm 18 \mu\text{Äq/L}$ auf $1154 \pm 70 \mu\text{Äq/L}$ bei sattten und von $1348 \pm 100 \mu\text{Äq/L}$ auf $1756 \pm 140 \mu\text{Äq/L}$ bei hungernden Tieren. Schon nach 24 Stunden Kälteexposition werden nach einer NA-Injektion mit $1003 \pm 13 \mu\text{Äq/L}$ bei sattten

und $1432 \pm 45 \mu\ddot{A}q/L$ bei hungernden Tieren bedeutend weniger FFS im Serum nachgewiesen als im Akut-Versuch. Nach einer 24 stündigen Kältebelastung allein betrugen die entsprechende Abnahmen der FFS: $-140 \mu\ddot{A}q/L$ bei satt und $-265 \mu\ddot{A}q/L$ bei hungernden Tieren.

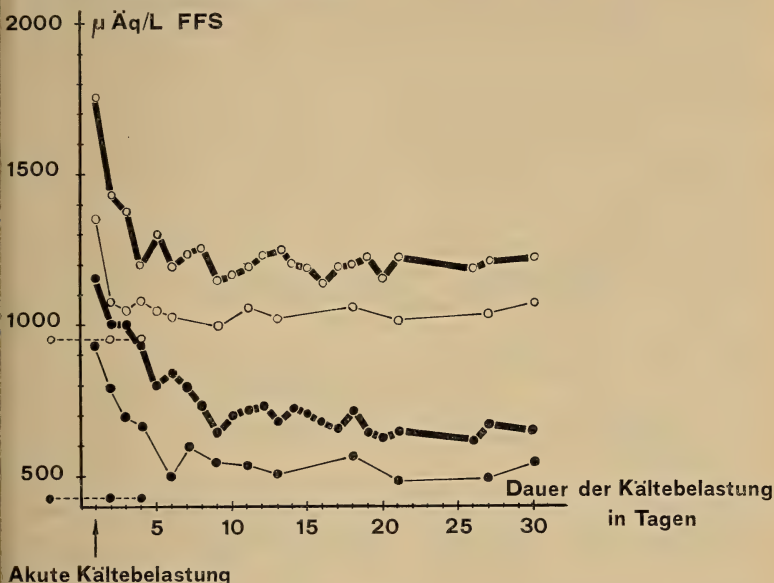


ABB. 3.

Mobilisation der FFS bei akuter und chronischer Kältebelastung adulter Ratten.

- — ○ hungernde Tiere, NA + Kältebelastung
- — ○ hungernde Tiere, Kältebelastung
- - - - ○ hungernde Tiere, Zimmertemperatur
- — ● satte Tiere, NA + Kältebelastung
- — ● satte Tiere, Kältebelastung
- - - - ● satte Tiere, Zimmertemperatur

Etwa vom 5.-8. Tag der chronischen Kältebelastung an sind die festgestellten Serum-FFS von sowohl satt als auch von hungernden Tieren im Verlaufe unserer Versuchsperiode konstant. Die jeweiligen Niveaus der FFS sind für satte Tiere mit ca. $550 \mu\ddot{A}q/L$ (chronische Kältebelastung) und etwa $700 \mu\ddot{A}q/L$ (chron. Kältebelastung und zusätzl. NA-Injektion), bzw. bei etwa $1050 \mu\ddot{A}q/L$ (chron. Kälteexposition) und bei ca. $1200 \mu\ddot{A}q/L$ (chron. Kälteexposition und NA-Gaben) bei hungernden Tieren feststellbar.

Die Änderungen der Glucose-Konzentrationen im Serum von adulten Ratten bei chronischer Kältebelastung

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihe sind in Abbildung 4 dargestellt. Die Glucose-Konzentrationen im Serum von adulten Kontrolltieren (Zimmertemperatur) betrug für satte Tiere $158 \pm 8 \text{ mg}\%$, während wir bei hungernden

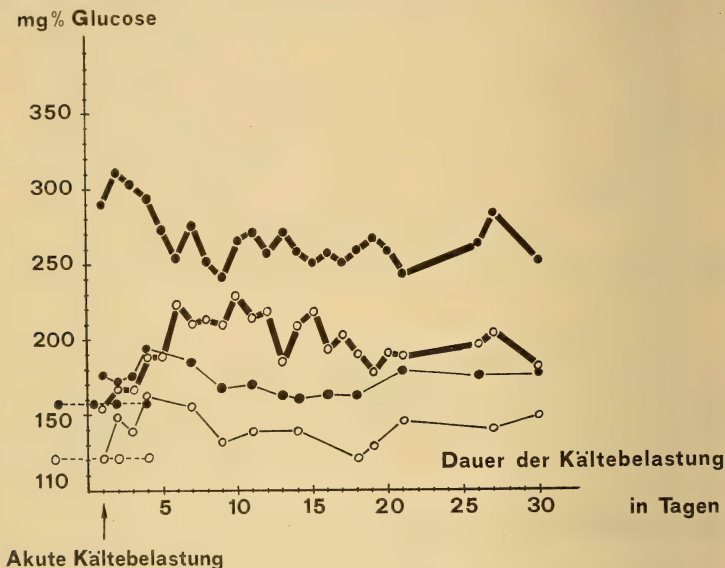


ABB. 4.

Mobilisation der Glucose bei akuter und chronischer Kältebelastung adulter Ratten.

- — ○ hungernde Tiere, NA + Kältebelastung
- — ○ hungernde Tiere, Kältebelastung
- - - - ○ hungernde Tiere, Zimmertemperatur
- — ● satte Tiere, NA + Kältebelastung
- — ● satte Tiere, Kältebelastung
- - - - ● satte Tiere, Zimmertemperatur

Tieren eine solche von $122 \pm 5 \text{ mg}\%$ bestimmten. Akute Kälteexposition von 15 Minuten Dauer (1. Tag) verursachte bei satten Tieren eine nur geringe Zunahme der Serum-Glucose und zwar von $158 \pm 8 \text{ mg}\%$ auf $176 \pm 10 \text{ mg}\%$, dagegen war im gleichen Versuch bei hungernden Tieren keine Zunahme feststellbar.

Nach zusätzlicher NA-Gabe konnte im Akut-Versuch bei satten Tieren eine starke Zunahme der Glucose-Konzentrationen im Serum von $176 \pm 10 \text{ mg}\%$

auf 290 ± 29 mg% festgestellt werden; bei hungernden Tieren führte die gleiche Belastung nur zu einer geringen Zunahme der Serum-Glucose um nur 33 mg%. Während der chronischen Kältebelastung konnte sowohl bei sattten als auch bei hungernden Tieren von etwa dem 7. Tag der Belastung an eine Stabilisierung der Glucose-Werte festgestellt werden; die Konzentrationen der Glucose sind mit etwa 175 mg% (satte Tiere), bzw. mit 140 mg% (hungernde Tiere) nur wenig höher als diejenigen der Kontrolltiere.

Bei chronischer Kälteexposition und zusätzlichen NA-Gaben nehmen die Konzentrationen der Glucose im Serum von sattten Tieren bis zum 5. Tag ab und bleiben dann im Verlauf der Versuchsdauer bei etwa 250 mg% konstant. Dagegen wurde bei hungernden Tieren in dieser Periode eine Steigerung der Glukose-Mobilisation verzeichnet.

Bei hungernden Tieren steigen die Konzentrationen der Glucose im Serum von 154 ± 6 mg% auf 229 ± 11 mg% an. Anschliessend (vom 10. Tag an) wird auch in dieser Gruppe eine Stabilisierung der Glucose-Werte bei etwa 190 mg% festgestellt.

3.2.2. DER EFFEKT VON SYMPATHICOLYTICA AUF DEN FFS UND GLUCOSE-SPIEGEL IM SERUM VON ADULTEN RATTEN

Satte und hungernde adulte Tiere wurden 14 Tage lang chronisch der Kälte exponiert.

Um die Wirkung von Sympathicolytika auf die durch Kälteexposition, bzw. Kälteexposition und zusätzlicher NA-Injektionen verursachte Mobilisation der freien Fettsäuren und der Glucose zu prüfen, wurden die 3 Pharmaka Syrosingopin, Propranolol und DHE den erwähnten Tieren appliziert.

Den Kälteexponierten hungernden und sattten adulten Tieren wurden tägliche Dosen von je 0,1 mg/kg Körpergewicht Syrosingopin i.p. verabreicht, die letzte Gabe 24 Stunden vor Versuchsbeginn.

Kälteexponierten hungernden und sattten Tieren mit zusätzlichen NA-Gaben am Versuchstag wurden in zwei Versuchsreihen mit je 2×1 mg/kg Körpergewicht täglich entweder mit Propranolol oder mit DHE vorbehandelt; die letzte Dosis erhielten die Tiere 90 Minuten vor Versuchsbeginn.

Am ersten Tag der Kältebelastung wurden die Tiere nur akut, also 15 Minuten lang, der Kälte exponiert.

Der Einfluss von Sympathicolytica auf die FFS-Mobilisation

Die in Tabelle 2 dargestellten Ergebnisse zeigen eine starke Hemmung der Kälte verursachte FFS-Mobilisation durch Syrosingopin, und zwar um etwa 49% bei sattten und ca. 30% bei hungernden Tieren. Ebenfalls im Akut-Versuch verhindern Propranolol und DHE sowohl bei sattten als auch bei hungernden

Tieren die durch das exogen zugeführten NA bewirkte FFS-Mobilisation vollständig, die durch akute Kältebelastung verursachte Anstieg der FFS im Serum kann jedoch nur partiell gehemmt werden. Die Hemmeffekte von Propranolol und DHE auf die Mobilisation der FFS betragen zwischen 45 und 57% bei satt und bei hungernden Tieren.

Bereits 24 Stunden später ist eine deutliche Abnahme der Hemmwirkungen bei allen drei Pharmaka zu verzeichnen: bei Syrosingopin nur noch etwa 20% für satte und 15% für hungernde Tiere, bei Propranolol ca. 40% für satte und 31% für hungernde Tiere, sowie bei DHE 35% für satte und 41% für hungernde Tiere.

Im weiteren Verlauf unserer Versuchsperiode wird eine weitere Abschwächung der Hemmwirkungen der drei Pharmaka festgestellt: die Mobilisationshemmungen betragen am 14. Versuchstag nur noch zwischen 16 und 28%.

Der Einfluss von Sympathicolitica auf die Glucose-Mobilisation adulter Ratten

Wie aus den in Tabelle 2 dargestellten Ergebnissen hervorgeht, hat Syrosingopin auf die Glucose-Mobilisation sowohl bei satt als auch bei hungernden adulten Ratten nach chronischer Kälteexposition keinen deutlichen Einfluss. Einzig bei akuter Kältebelastung ist eine geringe Zunahme der Glucose-Freisetzung von etwa 7% bei satt Tieren und eine deutlichere Zunahme von ca. 30% bei hungernden Tieren festzustellen. Ebenso wurden durch Propranolol während akuter

	Tagen in Kälte	SATTE TIERE		HUNGERNDE TIERE	
		% FFS	% Glucose	% FFS	% Glucose
Propranolol	1.	-57 S	0	-44 S	+29 S
	2.	-41 S	-7 NS	-31 S	-12 NS
	6.	-41 S	-5 NS	-23 S	-20 S
	14.	-24 S	+6 NS	-28 S	0
DHE	1.	-56 S	-29 S	-52 S	+4 NS
	2.	-35 S	-39 S	-41 S	-15 S
	6.	-28 S	-18 S	-21 S	-25 S
	14.	-16 S	-29 S	-28 S	-34 S
Syrosingopin	1.	-49 S	+7 NS	-29 S	+30 S
	2.	-20 S	+19 S	-15 S	-3 NS
	6.	-14 S	-19 S	-23 S	-19 S
	14.	-26 S	+8 NS	-22 S	+4 NS

TABELLE 2a

Prozentuale Veränderung der FFS- und der Glucose-Mobilisation von adulten Ratten bei chron. Kältebelastung durch Propranolol, DHE, sowie Syrosingopin.

NS = $p > 0,5$, S = $p \leq 0,05$

TABELLE 2b

Veränderung der FFS- und der Glucose-Mobilisation von adulten Ratten bei chron. Kältebelastung durch Propranolol, DHE, sowie Syrosingopin

	Tage in Kälte	SATTE TIERE				HUNGERNDE TIERE			
		FFS $\mu\text{Äq/L}$	Glucose mg %	Δ K. I — Vers. FFS	Δ K. I — Vers. Glucose	FFS $\mu\text{Äq/L}$	Glucose mg %	Δ K. I — Vers. FFS	Δ K. I — Vers. Glucose
Propranolol	1.	495 \pm 27	291 \pm 25	—659	+1	978 \pm 52	199 \pm 19	—778	+45
	2.	588 \pm 15	290 \pm 31	—415	—22	983 \pm 38	147 \pm 20	—449	—21
	6.	493 \pm 40	242 \pm 39	—352	—12	926 \pm 57	179 \pm 17	—274	—44
	14.	547 \pm 20	274 \pm 12	—178	+16	831 \pm 27	206 \pm 21	—338	+1
DHE	1.	510 \pm 43	205 \pm 21	—644	—85	841 \pm 32	161 \pm 22	—915	+7
	2.	652 \pm 36	189 \pm 27	—351	—123	846 \pm 34	143 \pm 12	—586	—25
	6.	605 \pm 10	208 \pm 12	—240	—46	941 \pm 45	167 \pm 26	—259	—56
	14.	609 \pm 38	182 \pm 20	—116	—76	876 \pm 38	136 \pm 21	—347	—69
Syrosingopin		FFS	Glucose	Δ K. II — Vers. FFS	Δ K. II — Vers. Glucose	FFS	Glucose	Δ K. II — Vers. FFS	Δ K. II — Vers. Glucose
	1.	475 \pm 20	187 \pm 10	—455	+12	959 \pm 38	158 \pm 8	—389	+37
	2.	528 \pm 18	201 \pm 15	—162	+32	915 \pm 62	144 \pm 29	—168	—4
	6.	428 \pm 60	156 \pm 26	—72	—36	790 \pm 50	126 \pm 13	—240	—30
Kontrollen I.	14.	374 \pm 35	184 \pm 5	—136	+14	799 \pm 42	144 \pm 16	—231	+5
	1.	1154 \pm 70	290 \pm 29			1756 \pm 140	154 \pm 16		
	2.	1003 \pm 13	312 \pm 25			1432 \pm 45	168 \pm 7		
	6.	845 \pm 44	254 \pm 9			1200 \pm 86	223 \pm 14		
Kontrollen II.	14.	725 \pm 41	258 \pm 18			1214 \pm 58	205 \pm 17		
	1.	930 \pm 18	175 \pm 10			1348 \pm 100	121 \pm 5		
	2.	790 \pm 16	169 \pm 7			1083 \pm 91	148 \pm 14		
	6.	500 \pm 26	192 \pm 7			1030 \pm 60	156 \pm 4		
	14.	510 \pm 36	170 \pm 18			1030 \pm 65	139 \pm 24		

und chronischer Kälteexposition keine eindeutigen Hemmungs- oder Steigerungseffekte auf die Glucose-Mobilisation festgestellt, mit Ausnahme von hungernden Tieren bei akuter Kälteexposition eine Zunahme von 29%.

Dagegen bewirkte DHE sowohl bei satt als auch bei hungernden Tieren bei akuter und chronischer Kältebelastung mit Werten zwischen 15 und 40% durchwegs eine Hemmung der Glucose-Mobilisation.

3.3. UNTERSUCHUNGEN AM INTERSCAPULÄREN BRAUNEN FETTGEWEBE

3.3.1. POSTEMBRYONALES KÖRPERWACHSTUM UND WACHSTUM DES INTERSCAPULÄREN BRAUNEN FETTGEWEBES

Das Körperwachstum und das Wachstum des interscapulären BFG von juvenilen Ratten im Alter bis zu 35 Tagen wird in Abbildung 5 dargestellt. Bis zum 35. Lebenstag zeigen unsere juvenile Ratten eine kontinuierliche Gewichtszunahme des interscapulären BFG.

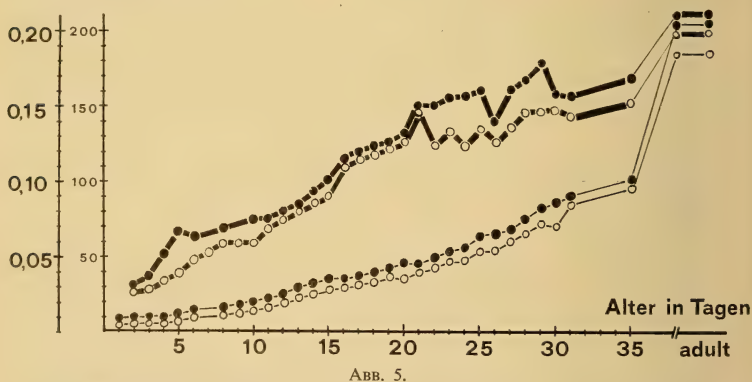


ABB. 5. Postnatales Körperwachstum und die Entwicklung des interscapulären BFG.

- — ○ hungernde Tiere, BFG
- — ○ hungernde Tiere, KG
- — ● satte Tiere, BFG
- — ● satte Tiere, KG

zunahme mit einer täglichen Zuwachsrate von etwa 4 g. Das interscapuläre BFG nimmt bis zum 21. Lebenstag am Gewicht schnell zu, nämlich von etwa 30 mg auf 150 mg. Nach dem 21. Lebenstag ist eine deutliche Verlangsamung der Gewichtszunahmen des interscapulären BFG festzustellen: von etwa 150 mg auf 168 mg (35. Lebenstag). Am 35. Lebenstag besitzen die 100 g schweren Ratten

ein interscapuläres BFG von 168 mg, welches nahezu die Masse desjenigen adulter Tiere erreicht.

Wird das Gewicht des interscapulären, BFG auf das jeweilige Körpergewicht bezogen (Masse BFG/100 g Körpergewicht, s. Abb. 6), so zeigt sich, dass der Quotient BFG/Körpergewicht im Verlaufe der Entwicklung sowohl bei satten als auch bei hungernden Tieren (Ausnahme: zwischen dem 1. und etwa dem 10. Lebenstag) kontinuierlich abnimmt. Bei dem der satten Tiere verzeichnen wir eine deutliche vorübergehende Gewichtszunahme des interscapulären BFG zwischen dem 1. und 10. Lebenstag.

gr BFG/100gr Körpergew.

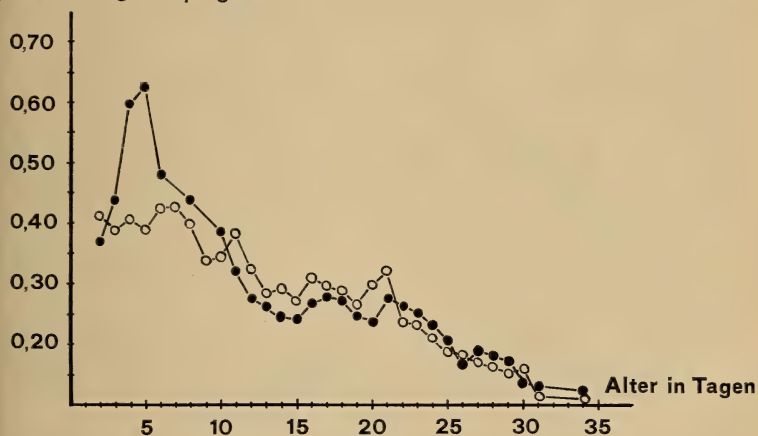


ABB. 6.

Veränderungen der relativen BFG-Gewichte
von juvenilen Ratten im Laufe der postnatalen Entwicklung.

- — ○ hungernde Tiere
● — ● satte Tiere

3.3.2. GEWICHTSÄNDERUNGEN DES INTERSCAPULÄREN BFG WÄHREND CHRONISCHER KÄLTEEXPOSITION VON ADULTEN RATTEN

Gewichtsänderungen adulter Ratten bei chronischer Kälteexposition

Die Gewichtszunahmen adulter Tiere bei Zimmertemperatur bleiben, wie es aus Abbildung 7 hervorgeht, während unsere Beobachtungsperiode gleichmässig. Die jeweiligen Gewichtsabnahmen, welche nach 20 Stunden Hunger festgestellt werden sind im Verlauf der Beobachtungsperiode nahezu konstant.

Kälteexposition verursacht einen deutlichen Gewichtsverlust zwischen dem 1. und 4. Tag der chronischen Kältebelastung, welcher bei hungerten Tieren erwartungsgemäss grösser ist als bei sattten Tieren. Der Gewichts-
differenz zwischen sattten und hungernden Tieren bleibt während chronischer Kältebelastung praktisch gleich gross. Vom etwa dem 18. Tag der Kälteexposition an ist unter den genannten Bedingungen eine Wachstumsverlangsamung zu beobachten.

gr Körpergewichtsänderung

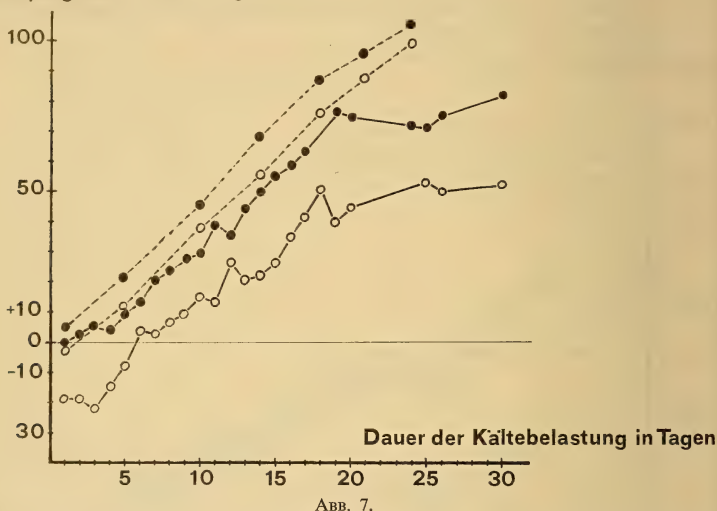


ABB. 7.

Körperwachstum von adulten Ratten bei Zimmertemperatur und chronischer Kältebelastung.

- — ○ hungernde Tiere
- - - - ○ hungernde Tiere, Zimmertemperatur
- — ● satte Tiere
- - - - ● satte Tiere, Zimmertemperatur

Gewichtsänderungen des interscapulären BFG bei chronischer Kältebelastung von adulten Ratten

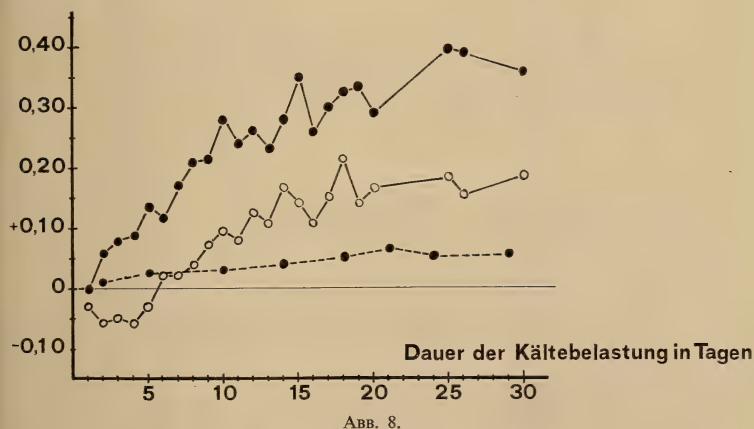
Das Wachstum des interscapulären BFG von adulten Ratten ist bei Zimmertemperatur (Kontrollen) im Vergleich zum Körperwachstum sehr langsam. Die Gewichtszunahme beträgt während 1-30 Tagen nur etwa 50 mg. Chronische Kältebelastung verursacht eine deutliche Hypertrophie des interscapulären BFG in den ersten 10 Tagen der Belastung. Das Wachstum des interscapulären BFG nach dem 10. Tag der Kälteexposition ist deutlich verlangsamt. Bei sattten Tieren beträgt die

total nachgewiesene Gewichtszunahme am 30. Tag der chronischen Kälteexposition nahezu 200%. Bei hungernden Tieren wird nach einer anfänglichen Gewichtsabnahme (zwischen dem 1. und 4. Tag) ebenfalls eine Gewichts-Zunahme des interscapulären BFG um etwa 90% am 30. Tag der Belastung festgestellt. Die Wachstumskurven des BFG von satt und hungernden Tieren verlaufen vom 4. Tag der Kältebelastung an nahezu parallel; die am 4. Tag bereits nachgewiesene Gewichts-differenz nach 20 Stunden Hunger wird im Verlaufe unserer Beobachtungsperiode nicht wesentlich verändert.

3.3.3. GEWICHTSÄNDERUNGEN DES DENERVIERTEN INTERSCAPULÄREN BFG BEI CHRONISCHER KÄLTEBELASTUNG

Die Denervierungen wurden nach der Methode von HAUSBERGER (1934), aber im Gegensatz zu seinen Angaben, bilateral durchgeführt (s. auch Kapitel: MATERIAL UND METHODEN). Die Tiere wurden vom 3. Tag nach erfolgter Operation an bei $6 \pm 1^\circ \text{C}$ für 14 Tage chronisch der Kälte ausgesetzt. Die auf 100 g Körpergewicht bezogenen Gewichte des interscapulären BFG (Tab. 3) zeigen, dass die Denervierung des interscapulären BFG bei unseren adulten Ratten zu einer

gr BFG-Gewichtsänderung



Veränderungen der interscapulären BFG-Gewichte von adulten Ratten bei chronischer Kältebelastung.

- — ○ hungernde Tiere
- — ● satte Tiere
- - - - ● satte Tiere, Kontrollen (22° C)

TABELLE 3a

Prozentuale Veränderungen der interscapulären BFG-Gewichte, sowie der FFS- und der Glucose-Mobilisation von adulten Ratten bei chron. Kältebelastung als Folge der Denervierung des interscap. BFG. NS = $p > 0,05$, S = $p \leq 0,05$

	Tage in Kälte	SATTE TIERE			HUNGERNDE TIERE		
		% BFG	% FFS	% Glucose	% BFG	% FFS	% Glucose
Interscap. BFG denerviert.	1.		-19 S	-7 NS		-27 S	+27 S
	2.		-15 S	-18 S		-18 S	+12 NS
	4.		-13 S	0	+4	-4 NS	-2 NS
	7.	-22	+5 NS	+5 NS	-40	-6 S	-6 NS
	8.	-42	+4 NS	+15 NS	-25	-7 NS	-6 NS
	9.	-48	+8 NS	+18 S	-23	-5 NS	-8 NS
	10.	-53	-2 NS	-5 NS	-44	-2 NS	-6 NS
	14.	-55	-3 NS	-4 NS	-49	-5 NS	-5 NS
Sham-operierte Tiere	1.		-9 NS	-9 NS		-9 NS	-5 NS
	10.	+2	-6 NS	-9 NS	+2	-5 NS	-4 NS
BFG-Exstirpation	1.		-30 S	-6 NS		-34 S	+20 S

TABELLE 3b

Veränderungen der interscapulären BFG-Gewichte, sowie der FFS- und der Glucose-Mobilisation von adulten Ratten bei chron. Kältebelastung als Folge der Denervierung des interscap. BFG.

	Tage in Kälte	SATTE TIERE			HUNGERNDE TIERE		
		gr BFG/100 gr K.G.	FFS μ Äq/L	Glucose mg %	gr BFG/100 gr K.G.	FFS μ Äq/L	Glucose mg %
Interscap. BFG. denerviert Chron. Kältebelastung + NA ($t_0 + 15'$).	1.		983 \pm 43	270 \pm 12		1275 \pm 72	196 \pm 17
	2.		850 \pm 52	254 \pm 25		1175 \pm 61	189 \pm 13
	4.	0,088	819 \pm 61	294 \pm 31	0,072	1153 \pm 51	185 \pm 25
	7.	0,083	702 \pm 72	290 \pm 36	0,065	1162 \pm 28	198 \pm 24
	8.	0,084	765 \pm 68	290 \pm 26	0,079	1160 \pm 43	200 \pm 29
	9.	0,081	701 \pm 40	283 \pm 22	0,075	1090 \pm 74	192 \pm 15
	10.	0,074	717 \pm 39	252 \pm 35	0,065	1137 \pm 47	216 \pm 22
	14.	0,090	702 \pm 33	247 \pm 25	0,060	1157 \pm 32	216 \pm 17
Kontrolltiere BFG — unoperiert Chron. Kältebelastung + NA ($t_0 + 15'$)	1.		1154 \pm 70	290 \pm 29		1756 \pm 70	154 \pm 6
	2.		1003 \pm 13	312 \pm 25		1432 \pm 45	168 \pm 7
	4.	0,113	938 \pm 41	293 \pm 29	0,069	1205 \pm 69	190 \pm 10
	7.	0,144	795 \pm 50	277 \pm 25	0,109	1233 \pm 35	211 \pm 20
	8.	0,162	737 \pm 50	252 \pm 14	0,106	1250 \pm 50	213 \pm 17
	9.	0,171	650 \pm 87	240 \pm 8	0,098	1153 \pm 58	210 \pm 16
	10.	0,166	734 \pm 71	266 \pm 25	0,117	1163 \pm 58	229 \pm 11
	14.	0,163	725 \pm 91	258 \pm 18	0,117	1214 \pm 54	205 \pm 7
Sham-operierte Tiere, NA ($t_0 + 15'$).	1.		1050 \pm 90	263 \pm 20		1594 \pm 105	146 \pm 25
	10.	0,169	690 \pm 50	241 \pm 10	0,120	1146 \pm 75	208 \pm 17
BFG-Exstirpation, NA ($t_0 + 15'$)	1.		804 \pm 175	272 \pm 52		1151 \pm 130	185 \pm 11

Hemmung der kältebedingten Hypertrophie führt. Sham-operierte Tiere zeigen keine vergleichbaren Hemmeffekte und verhalten sich also wie nicht operierte Tiere.

Zusätzlich wurden beidseitig denervierte adulte Ratten 15 Tage lang bei Zimmertemperatur gehalten. Es konnte hierbei keine Gewichtszunahme des interscapulären BFG festgestellt werden.

gr BFG / 100gr Körpergew.

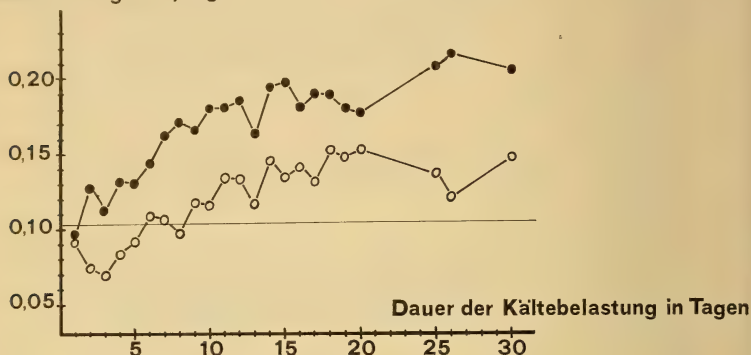


ABB. 9.

Veränderungen der relativen BFG-Gewichte von adulten Ratten bei chronischer Kältebelastung.

○ — ○ hungernde Tiere
● — ● satte Tiere

3.3.4. DER EINFLUSS DER DENERVATION DES INTERSCAPULÄREN BFG AUF DIE MOBILISATION DER FFS UND DER GLUCOSE

Der Einfluss der Denervation des interscapulären BFG auf die Mobilisation der FFS von adulten Ratten

Der Einfluss von beidseitiger Denervierung des interscapulären BFG auf die Mobilisation der FFS von adulten Ratten bei 14 tägiger chronischer Kältebelastung wird in Tabelle 3, dargestellt. Am Versuchstag erhielten satte und hungernde Tiere jeweils eine zusätzliche Gabe von NA und wurden 15 Minuten später decapitiert. Die bilaterale Denervierung hat eine deutliche Hemmung der FFS-Mobilisation bei akuter Kältebelastung (1. Tag) sowohl bei satten um ca. 19% als auch bei hungernden Tieren um etwa 28% zu Folge. Nach weiteren 24 Stunden Kältebelastung ist eine deutliche Abnahme der Hemmeffekte auf ca. 15% bei satten und 18% bei hungernden Tieren festzustellen. Vom 4. Tag der Kälteexposi-

TABELLE 4a

*Prozentuale Veränderung der BFG-Gewichte von adulten Ratten
bei chron. Kältebelastung durch Propranolol, DHE, sowie Syrosingopin*

		SATTE TIERE	HUNGERNDE TIERE
Propranolol	1.	—	—
	2.	0	-17
	6.	-7	+3
	14.	-13	-6
DHE	1.	—	—
	2.	-10	-14
	6.	-20	-18
	14.	-26	-20
Syrosingopin	1.	—	—
	2.	-13	-28
	6.	-19	-6
	14.	-4	-9

TABELLE 4b

*Veränderungen der BFG-Gewichte von adulten Ratten
bei chron. Kältebelastung durch Propranolol, DHE, sowie Syrosingopin.*

		Propranolol	DHE	Syrosingopin	Kontrollen
SATTE TIERE gr BFG/ 100 gr K.G.	1.	—	—	—	—
	2.	0,097	0,086	0,083	0,096
	6.	0,117	0,100	0,102	0,126
	14.	0,141	0,121	0,156	0,163
HUNGERNDE TIERE gr BFG/ 100 gr K.G.	1.	—	—	—	—
	2.	0,067	0,079	0,066	0,092
	6.	0,095	0,075	0,086	0,092
	14.	0,110	0,094	0,106	0,117
Differenz BFG—BFG (Kontr.) SATTE TIERE	1.	—	—	—	—
	2.	-0,001	-0,010	-0,013	—
	6.	-0,009	-0,026	-0,024	—
	14.	-0,022	-0,042	-0,007	—
Differenz BFG—BFG (Kontr.) HUNGERNDE TIERE	1.	—	—	—	—
	2.	-0,016	-0,013	-0,026	—
	6.	+0,003	-0,017	-0,006	—
	14.	-0,007	-0,023	-0,011	—

tion an konnte in keiner der beiden Gruppen eine signifikante Hemmung der FFS-Mobilisation, als Folge der Denervierung, mehr nachgewiesen werden.

Exstirpation des interscapulären BFG bewirkt eine Hemmung der kältebedingten FFS-Mobilisation, die etwa gleich gross ist wie es nach Denervation desselben festgestellt werden konnte.

Der Einfluss der Denervation des interscapulären BFG auf die Mobilisation der Glucose von adulten Ratten

Die Resultate dieser Versuchsreihe sind in Tabelle 3 dargestellt. Nach Denervierung konnten wir keinen deutlichen Einfluss auf die Mobilisation der Glucose von adulten Ratten ermitteln. Nur am zweiten Tag der Kältebelastung konnten wir bei sattierten Tieren eine Hemmung der Glucose-Mobilisation um ca. 19%, bzw. am 1. Tag, d.h. nach akuter Kältebelastung bei hungernden Tieren eine Zunahme der Glucose im Serum um etwa 27% feststellen. Die im weiteren Verlauf der Versuchsperiode festgestellten Effekte sind nicht signifikant ($p > 0,05$). Exstirpation des interscapulären BFG hat keinen nachweisbaren Einfluss auf die Mobilisation der Glucose von adulten Ratten.

3.3.5. DER EFFEKT VON SYMPATHICOLYTICA AUF DAS GEWICHT DES INTERSCAPULÄREN BFG BEI CHRONISCHER KÄLTEEXPOSITION

In drei Versuchsserien wurde Propranolol und DHE (in je 2×1 mg/kg Körpergewicht täglich), bzw. Syrosingopin ($1 \times 0,1$ mg/kg Körpergewicht täglich) adulten Ratten während chronischer Kältebelastung 14 Tage lang verabreicht.

Die Ergebnisse dieser Versuchsreihen werden in Tabelle 4 dargestellt. Bei den verwendeten Dosen konnte sowohl bei sattierten als auch bei hungernden Tieren eine deutliche, jedoch keine vollständige Hemmung der kältebedingten Hypertrophie des interscapulären BFG festgestellt werden. Die Hemmwirkung von DHE war stärker (10-26%) als die von Propranolol (bis 17%) oder bei Syrosingopin dessen Hemmeffekte zwischen 4-28% betrugen.

4. DISKUSSION

ENTWICKLUNG DES SUBSTRATMOBILISATIONSVERMÖGENS

Adulte Laborratten benötigen in kalter Umgebung zur Konstanthaltung ihrer Körpertemperatur sowohl wirksame Mechanismen zur Wärmekonservierung als auch funktionstüchtige Mechanismen zur Wärmemehrproduktion. Die hauptsächliche Wärmeproduktionsmechanismen sind nach BRÜCK (1967):

- a) Das Kältezittern: unwillkürliche rhythmische Tonusänderungen der Skelettmuskulatur.

- b) Die zitterfreie Thermogenese: der Betrag regulatorischer Wärmebildung, der nach Blockierung der Skelettmuskelaktivität (z.B. durch *Curare*) übrig bleibt.

Die zitterfreie Thermogenese wird als wichtigster Mechanismus der Wärmeproduktion bei den meisten untersuchten neugeborenen Tieren (BRÜCK und WÜNNENBERG 1965) sowie auch bei kälteadaptierten Ratten (HANNON 1963, MASORO 1966) beschrieben. Ein gewisser Betrag zitterfreie Thermogenese wurde auch bei nicht kälteadaptierten Ratten (DONHOFFER et al. 1964) festgestellt. DAVIS (1963) schätzt den Anteil der zitterfreien Thermogenese bei der adulten Ratte auf etwa 50% der gesamten Wärmeproduktion.

- c) Die Mikrovibration: sie wird von KLEIBER (1967) als eine weitere Möglichkeit der Wärmeproduktion beschrieben, deren Mechanismus jedoch noch weitgehend unbekannt ist.

Die für unsere Betrachtung wichtige zitterfreie Thermogenese beruht auf der Mobilisation (Lipolyse) und der direkten intrazellulären Oxydation der FFS im Fettgewebe. Daneben hat auch der Transport der FFS und deren Verbrennung in anderen Organen und Geweben eine grössere Bedeutung für die zitterfreie Thermogenese (WESTERMANN 1967, BRÜCK 1967). Daneben scheint die Glucose-Freisetzung (Glycogenolyse) und deren Oxydation (hauptsächlich in der Leber) besonderes bei normal ernährten (satten) Ratten und zu einem geringeren Grad auch bei hungernden Tieren thermogenetisch von Bedeutung zu sein (DEPOCAS und MASIRONI 1960, DEPOCAS 1962).

Das Mobilisationsvermögen der Substrate bei kältebelasteten Tieren ist eng mit der Funktion des sympathischen Nervensystems verknüpft. Die als sympathische Transmitter bekannten Katecholamine Adrenalin und Noradrenalin, bei der Ratte hauptsächlich Noradrenalin, übertragen den sympathischen Reiz auf adrenorezeptive Strukturen des Fettgewebes. Dadurch wird im Fettgewebe die Adenylcyclase aktiviert (SUTHERLAND 1960, MALLOW 1963), welche ATP in das cyclische Nucleotid 3', 5'-AMP umwandelt. Das 3', 5'-AMP spielt einerseits eine wichtige Rolle im Kohlenhydrat-Stoffwechsel, wo es die Phosphorylase aktiviert (WESTERMANN, 1967), andererseits ist das cyclische 3', 5'-AMP auch für die Aktivierung der „hormonsensitiven“-Lipase (Triglycerid-Lipase) und somit für die hydrolytische Spaltung der Triglyceride (Lipolyse) verantwortlich (BRECH und GORDON 1967, WESTERMANN 1967, OPITZ und CHU 1968).

Auf diese Weise wird Depot-Fett mobilisiert, wobei die bei Kältebelastung im Ueberschuss freiwerdenden FFS in die Blutbahn gelangen (OPITZ und CHU 1968).

Die Stoffwechseleffekte nach endogen durch Kälte freigesetzten und nach exogen zugeführtem NA sind sich sehr ähnlich. Es kann daher in Uebereinstimmung mit GILGEN et al. (1962), sowie ZEISBERGER und BRÜCK (1967) angenommen werden, dass sowohl endogen freigesetztes als auch exogen zugeführtes NA auf die gleichen Funktionssysteme einwirkt. Um die Rolle des sympathischen Nerven-

systems bei der Substrat-Mobilisation zu untersuchen, wurden juvenile und adulte Ratten mit dem Sympathicolyticum Syrotingopin vorbehandelt. Bei juvenilen Ratten wurde ebenfalls eine Versuchsreihe mit Guanethidin durchgeführt. Der Wirkungsmechanismus von Syrotingopin wird von HUGHES-ORLANDS et al. (1960), STOCK und WESTERMANN (1965) folgendermassen erklärt: Syrotingopin entleert die peripheren NA-Depots der peripheren sympathischen Nervenendigungen (auch des Nebennierenmarks) und blockiert somit die Reizübertragung. Bei den verwendeten Dosen von 0,3 mg/kg Körpergewicht wird nach HUGHES-ORLANDS et al. (1960) der NA und Serotonin-Gehalt des Gehirns nicht verändert. Im Gegensatz zu Reserpin treten zentrale Effekte erst bei sehr viel höheren Dosen auf (EDMONSON und GOODMAN 1962, BRODIE et al. 1966).

Die Hauptwirkung von Guanethidin besteht in der Blockierung der Reizübertragung der postganglionären sympathischen Neuronen; daneben entleert es die peripheren NA-Depots und verhindert die Wiederaufnahme, bzw. die Akkumulierung von NA. Die Wirkung von Guanethidin ist insofern selektiver, als es die Katecholamin-Depots im Nebennierenmark nicht beeinflusst (KUNTZMANN et al. 1962, PHILIPPU und SCHÜMMANN 1962, CHANG et al. 1965).

Es muss noch erwähnt werden, dass nach der Meinung von BRECH und GORDON (1967) sowie HIMMS-HAGEN (1967) die Bestimmung der FFS im Serum, bzw. der Glucose, nicht immer ein sicheres Mass für deren Rolle z.B. in der zitterfreie Thermogenese darstellt. Eine Zunahme der Glucose, bzw. der FFS-Umsatz, eine gesteigerte Oxydation im Fettgewebe und in der Leber derselben, sowie eine vermehrte Veresterung der FFS (auch Wiederveresterung) können zwangsläufig eine Verarmung des Serums an den genannten Substraten verursachen. Wir untersuchten in der vorliegenden Arbeit nur die momentane Substrat-Konzentration im Serum bei einer z.B. Kältebelastung; die gleichzeitig an verschiedenen Orten verbrauchten Substrate wurden dabei nicht erfasst.

ENTWICKLUNG DES SUBSTRATMOBILISATIONSVERMÖGENS

A. Neonate Ratten

Die neugeborenen Ratten sind bezüglich ihrer Thermoregulation sehr unreif. Eine Kälteexposition von $6 \pm 1^\circ \text{C}$ hat eine Hypothermie und nach etwa 30 Minuten den Tod der Tiere zu Folge. Die genannte Unreife ist z.T. bedingt durch die Unreife der Wärmekonservierungsmechanismen. Der ungünstige Oberflächen-Volumen-Verhältniss, die dünnere Körperschale, die geringen Fettpolster (BRÜCK 1967), die noch nicht funktionstüchtige Vasomotorik (POCZOPKO 1961) und das Fehlen des Pelzes (HAHN 1956) haben bei neonaten Ratten bedeutend grössere Wärmeverluste als bei adulten Tieren zu Folge.

Andererseits aber, wie es aus unseren Ergebnissen hervorgeht, dürfte die zitterfreie Thermogenese dieser Tiere noch sehr unausgereift sein. Auch das

Kältezittern ist bei der neugeborenen Ratte noch nicht einsatzfähig (ADOLPH 1957).

Unsere in Abbildungen 1 und 2 dargestellten Daten zeigen, dass die neugeborenen Ratten bei einer Kälteexposition und nach exogenen NA-Zufuhr nicht mit der Mobilisation ihrer zur zitterfreien Thermogenese benötigten Substrate reagieren können. Die Konzentrationen der FFS, bzw. der Glucose im Serum sind verglichen mit denen von adulten Tieren so gering, dass sie vermutlich für die zitterfreie Thermogenese keine wesentliche Rolle spielen.

Die Resultate über das Mobilisationsvermögen unserer neonaten Ratten können gut mit den Angaben von FAIRFIELD (1948) und ADOLPH (1957) verglichen werden. Sie fanden, dass bei neonaten Ratten eine Kältebelastung (5° C) zu keiner Stoffwechselsteigerung führt; es findet also offensichtlich keine wesentliche Thermogenese statt. Diese setzt erst nach dem 4. Lebenstag ein. Demgegenüber konnten TAYLOR (1960), sowie MOORE und UNDERWOOD (1963), bei einer Senkung der Umgebungstemperaturen um nur einige Grade, d.h. von 35° C auf 29° C, bzw. nach einer NA-Injektion von 0,4 mg/kg Körpergewicht s.c. (bei 30° C) bei neonaten Ratten eine Steigerung des O_2 -Verbrauchs feststellen. Es ist daher verständlich, dass TAYLOR (1960) die abrupte Senkung der Umgebungstemperaturen (s. FAIRFIELD) und die damit verbundene starke Gewebsauskühlung für das Fehlen einer Stoffwechselsteigerung verantwortlich machte. Leider wird von TAYLOR nicht präzisiert, was diese Gewebsauskühlung im Einzelnen bewirken soll. Es wird dabei möglicherweise an die Verlangsamung gewisser Stoffwechselreaktionen gedacht.

Ausser der genannten Gewebsauskühlung dürften auch noch andere Faktoren wie z.B. die von WERKSTEIN (1964) festgestellte Unreife des sympathischen Nervensystems bei neonaten Ratten eine Rolle spielen. Er behandelte neonate bzw. juvenile Tiere mit Reserpin, Pentolinium und „nerve-growth-factor-antiserum“ und setzte sie anschliessend der Kälte aus und bestimmte deren Abkühlungsgeschwindigkeit. Er stellte fest, dass die Entwicklung der Homoeothermie eng mit dem Reifezustand des sympathischen Nervensystems verknüpft ist; dem Letzteren kommt jedoch erst nach dem 6. Lebenstag eine zunehmende Bedeutung zu. Ähnlich können auch unsere Versuche mit den beiden Pharmaka: Syrosingopin und Guanethidin interpretiert werden (s. Tab. I).

Es stellt sich jedoch die Frage ob es bei der genannten Unreife des sympathischen Nervensystems um eine neuronale oder um eine Erfolgsorgan-Insuffizienz handelt. Das Ausbleiben der FFS und auch der Glucose-Mobilisation sowohl nach endogen freigesetztem als auch nach exogen zugeführtem NA muss als Hinweis für die Unreife von noradrenergen-Stoffwechselrezeptoren (also Erfolgsorgan) angesehen werden. Das von POZOPKO (1961) bei neonaten Ratten festgestellte Fehlen von vasomotorischen Reaktionen auf Temperaturreize dürfte ebenfalls auf einer Rezeptoren-Unempfindlichkeit beruhen.

Es ist durch unsere Versuchsanordnung aber nicht möglich die u.a. von WERKSTEIN (1964) festgestellte Unreife des sympathischen Nervensystems von der Unempfindlichkeit der adrenergen Rezeptoren zu unterscheiden. Das Meerschweinchen vergleichsweise vermag unmittelbar nach der Geburt bei einer Umgebungstemperatur von 8° C seinen Körpertemperatur bei etwa 39° C konstant zu halten (BRÜCK und WÜNNENBERG 1965). Das Meerschweinchen ist im Gegensatz zur Ratte bei der Geburt als Nestflüchter weiter entwickelt (Nesthocker-Nestflüchter-Problem: PORTMANN 1962, MARTIN 1962). Die bei einer Kältebelastung entstehenden Wärmeverluste sind auch beim Meerschweinchen relativ gross (ungünstige Oberflächen-Volumen-Verhältnis, dünne Körperschale, geringe Fettpolster, geringere Behaarung). Da das Kältezittern auch bei diesen Tieren noch nicht einsatzfähig ist, vermögen sie allein durch eine kräftige zitterfreie Thermogenese die grosse Wärmeverluste zu kompensieren. Sie müssen daher, im Gegensatz zur neonaten Ratte bereits über ein entwickeltes sympathischen Nervensystem, sowie über reife Stoffwechselrezeptoren verfügen.

Aehnlich wurde an einer Reihe von Tieren wie z.B. beim Kaninchen (DAWKINS und HULL 1964), der Katze (MOORE und UNDERWOOD 1963), dem Schwein (MOUNT 1959) und auch beim menschlichen Neugeborenen (BRÜCK 1961) schon kurze Zeit nach der Geburt eine zitterfreie Thermogenese nachgewiesen.

Unsere satten neonaten Ratten zeigen auffallend hohe FFS-Werte im Serum, die sogar höher sind als die entsprechende FFS von adulten Kontrolltieren. Dieser Befund muss wahrscheinlich, wie schon NOVAK et al. (1965) bemerkten, mit der fettreichen Milchnahrung erklärt werden. Diese Autoren verabreichten neugeborenen hungrigen Ratten Olivenöl und fanden bei diesen Tieren im Gegensatz zu adulten Tieren sehr hohe FFS im Serum. Die im Laufe der Entwicklung bei unseren satten Kontrolltieren (bei Zimmertemperatur) festgestellte Abnahme der FFS im Serum hängt möglicherweise mit dem Uebergang zur Aufnahme von kohlenhydratreicheren fester Nahrung zusammen.

B. Juvenile Tiere

Die Mobilisationskurven der FFS zeigen sowohl bei hungrigen als auch bei satten Tieren nach dem 14. Lebenstag eine auffallende Zäsur, welche die Einteilung in zwei Entwicklungsphasen rechtfertigt (Abb. 1). Die Begrenzung der Entwicklungszeit in unseren Versuchen mit dem 35. Lebenstag ist willkürlich, da die Entwicklung der FFS- und Glucose-Mobilisation zu diesen Zeitpunkt noch nicht vollständig abgeschlossen ist.

I. Entwicklungsphase

Die schnelle Zunahme der FFS im Serum bis zum 14. Lebenstag, bzw. die starke Zunahme der Stoffwechseleffekte von NA vom etwa dem 5. Lebenstag an

und der Befund, dass die FFS im Serum von hungernden Tieren ebenfalls vom 5. Lebenstag an allgemein höher sind als diejenige von satten juvenilen Ratten darf als Ausdruck der Reifung adrenerger Stoffwechselrezeptoren des Fettgewebes, aber auch des sympathischen Nervensystems interpretiert werden. Ein ähnlicher Anstieg der Glucose-Konzentrationen im Serum vom 4.-6. Lebenstag an, dürfte ebenfalls z.T. durch den zunehmenden sympathischen Einfluss bedingt sein.

Die mit zunehmenden Alter der Tiere festgestellte Verstärkung der Hemmeffekte der beiden Pharmaka auf die FFS zeigt, dass das sympathische Nervensystem an deren Mobilisation zunehmend beteiligt ist. Hingegen ist die Wirkung der beiden Pharmaka die Glucose-Mobilisation nicht eindeutig (Tab. 1). Vermutlich sind an der Entwicklung der Glucose-Mobilisation ausser dem sympathischen Nervensystem auch noch andere, wahrscheinlich hormonelle Mechanismen beteiligt.

Die starke Steigerung der Glucose-Konzentrationen im Serum von hungernden mit Guanethidin, bzw. mit Syrosingopin vorbehandelten Ratten können wir nicht erklären. Es könnte sich dabei um die bereits erwähnten hormonellen Mechanismen handeln die erst bei der Blockade des sympathischen Nervensystems und damit der FFS-Mobilisation, eine deutliche Wirkung auf die Glucose-Mobilisation zeigen.

Am 14. Lebenstag erreicht die Zunahme der FFS im Serum unserer juvenilen Ratten ein relatives Maximum. Die Zeit zwischen dem 10. und etwa dem 14. Lebenstag stellt für die Thermoregulation der juvenilen Ratten offensichtlich eine kritische Phase dar (kritische Phase: Definiert in Anlehnung an FLEXNER 1955 als Entwicklungssprung).

In der Zeit vom 10. bis etwa dem 14. Lebenstag erreichen die meisten für die Thermoregulation wichtigen Mechanismen der Wärmekonservierung und scheinbar auch der Wärmeproduktion durch sprunghafte Entwicklung einen Reifegrad, der nun ein Ueberleben der jungen Ratten bei tieferen Umgebungstemperaturen gewährleistet. So gewinnen nach HAHN (1956) der Pelz als passive- und die Piloerektion als aktive-Isolationsmechanismen während der kritische Phase an Bedeutung.

Die sich nach PO CZOPKO (1961) zwischen dem 4. und 20. Lebenstag entwickelnden vasomotorischen Mechanismen dürften zu diesen Zeitpunkt ebenfalls weitgehend funktionstüchtig sein. Das erste Auftreten des bei neugeborenen Ratten völlig fehlenden Kältezitterns wurde von uns erstmals am 12. Lebenstag beobachtet. Die von uns festgestellte deutliche Zunahme der Hemmeffekte von Syrosingopin und Guanethidin zwischen dem 10. und 14. Lebenstag ist vergleichbar mit den bereits erwähnten Angaben von WERKSTEIN (1964), der eine starke Zunahme des sympathischen Einflusses auf die Thermoregulation der juvenilen Ratte von 10. Lebenstag an nachgewiesen hat.

In diesem Entwicklungsabschnitt wird bei satten Tieren bereits eine Stabilisierung der Glucose-Konzentrationen im Serum festgestellt, d.h. eine der FFS-Mobilisation vergleichbare Entwicklung kann bei der Glucose-Mobilisation nicht beobachtet werden. Die bei hungernden Tieren um etwa den 10. Lebenstag beobachtete Abnahme der Serum-Glucose-Konzentrationen, da sie etwa gleichzeitig mit dem starken Anstieg der FFS im Serum stattfindet (s. auch vom 20. Lebenstag an), dürfte nicht vom direkten Einfluss des sympathischen Nervensystems abhängig sein. Es handelt sich dabei möglicherweise um eine Verschiebung des bekannten Gleichgewichtes zwischen der FFS und der Glucose-Mobilisation, welche auch hormonell gesteuert wird (RANDLE et al. 1963, STERN und MAICKEL 1963, BECK et al. 1967).

Auf Grund unserer Ergebnisse lässt sich nicht mit Sicherheit feststellen, ob während dieser ersten Entwicklungsphase der direkten Glucose-Oxydation in der zitterfreien Thermogenese der juvenilen Ratte eine bedeutende Rolle zukommt.

II. Entwicklungsphase

Die zweite Entwicklungsphase vom 14.-35. Lebenstag unserer Ratten zeigt eine deutliche Verlangsamung der Entwicklungsvorgänge der FFS-Mobilisation (Abb. 1).

Die Glucose-Werte bleiben, mit Ausnahme einer Abnahme der Glucose-Konzentrationen im Serum vom 20. Tag an, welche etwa gleichzeitig mit dem Anstieg der FFS stattfindet unverändert. Wir vermuten, dass der Grund für die festgestellte Abnahme der Glucose im Serum, ähnlich der in der ersten Entwicklungsphase (um den 10. Tag), in einer Verschiebung des bereits erwähnten dynamischen Gleichgewichtes zwischen dem Glucose- und Fett-Stoffwechsel liegt (RANDLE et al. 1963). Ein Vergleich der am 35. Lebenstag nach akuter Kältebelastung, bzw. nach NA-Gaben bestimmten Serum-FFS- und Glucose-Konzentrationen mit denen von adulten Tieren zeigt, dass das Substratmobilisierungsvermögen unserer juvenilen Ratten zu diesem Zeitpunkt noch nicht vollständig ausgereift ist (Abb. 1 und 2, bzw. 3 und 4). Ebenso konnten wir an 28 Tage alten Ratten bei akuter Kältebelastung mit dem Sympathicolyticum Syrosingopin noch nicht die, bei adulten Ratten nachgewiesene grosse Hemmung der FFS-Mobilisation, feststellen.

Bis zur vollständigen Reifung ihrer Thermoregulation (Thermostabilität) benötigen junge Ratten, nach den Angaben von ADOLPH (1957) 52 Tage. Von diesem Zeitpunkt an können junge Tiere bezüglich ihrer Thermoregulation als adult angesehen werden. GLOWINSKI et al. (1964), die Entwicklung des sympathischen Nervensystems von juvenilen Ratten betrachtend, stellte fest, dass das sympathische Nervensystem dieser Tiere etwa mit 6-7 Wochen seine vollständige Reife erreicht. Seine Zeitangabe ist also gut mit der von ADOLPH (1957) vergleich-

bar. Da wie wir bereits erwähnt haben, zwischen der Entwicklung des Mobilisationsvermögen und der Reifung des sympathischen Nervensystems eine enge Beziehung besteht, dürfte auch das Substrat-Mobilisationsvermögen dieser Tiere etwa mit 7 Wochen als ausgereift betrachtet werden; unsere Versuche wurden jedoch beim 35. Lebenstag abgebrochen. Die zwischen dem 15. und 20. Lebenstag festgestellte Abnahme der FFS im Serum, vor allem bei hungernden Tieren (s. Abb. 1) können wir auf Grund unserer Ergebnisse nicht erklären. Es wäre aber denkbar, dass durch die erwähnte enge Verknüpfung der FFS-Mobilisation mit der Funktion des sympathischen Nervensystems, uns nicht näher bekannte Entwicklungs-, bzw. Umorganisationsprozesse des sympathischen Nervensystems die genannte Abnahme der FFS im Serum verursachen.

C. Adulte Tiere

Akuter Kältestress bzw. exogen zugeführtes NA verursachen eine Zunahme der FFS-Mobilisation sowohl bei satten als auch bei hungernden adulten Ratten (Abb. 4). Ausserdem wurde eine geringe Zunahme der Glucose-Konzentrationen, aber nur im Serum von satten Tieren festgestellt. Diese Befunde sind gut mit den Angaben von HSIEH und CARLSON (1957), RIMMER et al. (1962), MALLOW (1963), HSIEH et al. (1966), und MASORO (1966) vergleichbar; es wird allgemein angenommen, dass der FFS-Mobilisation bei akuter Kältestress eine grössere Bedeutung zukommt. Der genaue quantitative Anteil ist indessen nicht bekannt.

Unsere Versuchsergebnisse mit dem Sympathicoliticum Syrosingopin, sowie Propranolol und DHE (Wirkungsmechanismen s. nächstes Kapitel der Diskussion) zeigen eine starke Hemmung der durch Kälte verursachten FFS-Mobilisation. Sie verhindern aber auch die Wirkung von exogen zugeführtem NA. Somit kommen wir zur, von STOCK und WESTERMANN (1965) sowie WESTERMANN (1967) ebenfalls vertretenen Meinung, wonach die durch Kälte verursachte Zunahme der FFS im Serum ganz überwiegend noradrenergisch bedingt ist.

Für die festgestellten grossen quantitativen Unterschiede in der FFS-, bzw. Glucose-Mobilisation zwischen unseren juvenilen (bis 35. Tag) und adulten Ratten, können wir keine ausreichende Erklärung finden. Zweifellos sind sie z.T. auch durch die bereits besprochene Abweichungen im Reifezustand des sympathischen Nervensystems verursacht. Es muss aber anderseits darauf hingewiesen werden, dass auch die unterschiedliche Versuchsbedingungen — juvenile Tiere wurden als Gruppe (etwa 8 Stück) gehalten während es bei den adulten Ratten stets um Einzeltiere handelte — eine Rolle spielen dürften. So weichen vermutlich bei unseren juvenilen Tieren die vegetative Ausgangslage und ihre Reaktionsbereitschaft von denen der adulten Tiere ab. Auch die Wärmeregulation der Gruppe (KLEIBER 1967, bezeichnet diese als „soziale Wärmeregulation“) unterscheidet sich wesentlich von der der Einzeltiere.

DIE BEDEUTUNG DES INTERSCAPULÄREN BFG
IN ZUSAMMENHANG MIT DER MOBILISATION DER FFS
UND DER ZITTERFREIEN THERMOGENESE ADULTER UND JUVENILER RATTEN

Untersuchungen über die Funktion des interscapulären BFG

Die Bedeutung des interscapulären BFG als ein wichtiger Ort der zitterfreien Thermogenese gilt heute allgemein als erwiesen (BRÜCK und WÜNNENBERG 1965, SMITH 1964, SMITH und ROBERTS 1964, DAWKINS und HULL 1964, HULL 1966, JOEL 1965, BRÜCK 1967, SMITH und HORWITZ 1969). Seine multiloculäre Fettverteilung (grössere Oberfläche), der hohe Mitochondriengehalt, die reiche Blut und Nervenversorgung (s. auch EINLEITUNG), aber auch der grosse O_2 -Verbrauch sprechen für dessen grosse thermogenetische Kapazität (HULL 1966, JOEL 1965, SMITH und HORWITZ 1969).

Wie aus den Darstellungen von SMITH und HOCK (1963), SMITH (1964), SMITH und ROBERTS (1964), JOEL (1965), BRÜCK (1967), SMITH und HORWITZ (1969) hervorgeht besteht offenbar eine enge Beziehung zwischen der thermogenetischen Kapazität des interscapulären BFG und dessen Grösse. So finden wir besonderes grosse Massen bei winterschlafenden Tieren, wo es beim Erwachen aus dem Winterschlaf eine wesentliche Rolle spielt. Bei der Ratte und der Maus finden sich nach chronischer Kältebelastung, als Folge einer Hypertrophie ebenfalls beträchtliche Massen an interscapulären BFG. Die meisten untersuchten neugeborenen Tiere besitzen relativ zum Körpergewicht grosse Massen interscapulären BFG. Während es aber bei den meisten Tieren, z.B. bei dem Meerschweinchen (BRÜCK und WÜNNENBERG 1965) und dem Kaninchen (DAWKINS und HULL 1964) im Verlaufe der Entwicklungszeit zu weissem Fettgewebe umgewandelt wird bleibt bei der adulten Ratte eine relativ zum Körpergewicht etwas kleinere BFG-Masse als bei juvenilen Tieren erhalten. Parallel zu der genannten Umwandlung des interscapulären BFG geht sowohl beim Meerschweinchen als auch beim Kaninchen die zitterfreie Thermogenese grossenteils verloren und die Wärmeproduktion erfolgt hauptsächlich via Kältezittern. Dagegen bleibt bei der adulten Ratte ein gewisser Anteil zitterfreie Thermogenese erhalten (DONHOFFER et al. 1964), welche durch chronische Kältebelastung noch wesentlich vergrössert werden kann SMITH und ROBERTS 1964, JOEL 1965, MASORO 1966, SMITH und HORWITZ 1969). Die gleichzeitig beobachtete Hypertrophie des interscapulären BFG steht, wie bereits erwähnt, im Zusammenhang mit der zitterfreien Thermogenese dieser Tiere.

Die Stoffwechselprozesse des braunen Fettgewebes unterliegen einer Steuerung durch das sympathischen Nervensystem (STOCK und WESTERMANN 1965, WIRSEN 1965, WESTERMANN 1967, SMITH und HORWITZ 1969). Der erste experimentelle Nachweis einer solchen nervösen Kontrolle wurde von HAUSBERGER (1934) erbracht. Er durchtrennte, bei adulten Mäusen, die in das symmetrisch ange-

ordnete interscapulären BFG führenden Nerven unilateral und betrachtete die andere, unoperierte Seite als Kontrolle. Nach diesem Eingriff konnte er auf der denervierten Seite eine Hemmung des Fettschwundes bei hungernden und eine Fettvermehrung bei normal ernährten Tieren feststellen. Mit der gleichen Methode kamen HAUSBERGER und GUJOT (1937), SIDMAN und FAWCETT (1954) sowie PERKINS und SIDMAN (1962) zu ähnlichen Ergebnissen.

Demgegenüber kamen GOODMAN und KNOBIL (1959) zur Auffassung, dass Veränderungen der Ernährungslage nicht wie HAUSBERGER (1934) es betonte via sympathisches Nervensystem, den Fettgehalt (Mobilisation oder Deponierung) des interscapulären BFG beeinflussen. GOODMAN und KNOBIL (1959), sowie auch STERN und MAICKEL (1963), stellten fest, dass eine vermehrte Mobilisierung von FFS durch Hunger unabhängig vom Einfluss des sympathischen Nervensystems zustande kommt; sie lässt sich nicht durch Sympathicolytica hemmen. Wir versuchten daher weitere Einzelheiten zu ermitteln:

- a) Ueber die Bedeutung des interscapulären BFG für die Mobilisation der FFS.
- b) Ueber die Rolle des sympathischen Nervensystems in der Funktion des interscapulären BFG bei akuter und chronischer Kältebelastung.

Dabei führten wir die Denervierungen des interscapulären BFG nach der Methode von HAUSBERGER (1934) durch, durchtrennten jedoch die zuführenden Nerven beidseitig (s. MATERIAL UND METHODEN).

Den Einfluss des sympathischen Nervensystems auf das interscapuläre BFG und die Mobilisation der FFS versuchten wir durch Sympathicolytica zu blockieren. Es wurden folgende Pharmaka verwendet:

1. Syrosingopin, dessen Wirkungsmechanismus bereits im vorangehenden Teil der Diskussion beschrieben worden ist.

2. Propranolol, ein sogenannter β -Rezeptoren-Blocker wirkt gegenüber NA wie ein kompetitiver Antagonist (WESTERMANN 1967). Es vermag dabei NA von seinen Haftstellen an Enzym (Adenylcyclase) und dessen Substrat (ATP) zu verdrängen, ohne jedoch die enzymaktivierende Wirkung von NA zu besitzen. Nach Ansicht von WESTERMANN (1967) verhindert Propranolol daher die Bildung von cycl. 3', 5'-AMP aus ATP und damit auch die Aktivierung der Lipase (Lipolyse).

3. DHE, dagegen wirkt nach GOODMAN und GILMAN (1965) α -adrenolytisch. Daneben soll es aber nach LEVY und AHLQUIST (1961) auch gewisse β -adrenolytische Eigenschaften besitzen. Der Angriffspunkt von DHE im lipolytischen System liegt wie BROOKER und CALVERT (1967) beschreiben, nicht an der Adenylcyclase. Es wird angenommen, dass DHE, im Gegensatz zu z.B. Propranolol, die Wirkung des gebildeten 3', 5'-AMP verhindert.

Die Hypertrophie des interscapulären BFG bei chronischer Kälteexposition

Wie dies aus unseren Ergebnissen in Abbildung 8 hervorgeht findet eine beschleunigte Hypertrophie des interscapulären BFG während der ersten 10 Tage der chronischen Kältebelastung statt. Diese Gewichtszunahme erklärt sich nicht nur durch eine Fett-Einlagerung sondern, wie von JOEL (1965) betont wird, ebenfalls durch eine Zunahme des Wasser- und Protein-Gehaltes also Hyperplasie (vgl. auch Abb. 8). Zudem stellen SMITH und ROBERTS (1964) sowie JOEL (1965) fest, dass nach chronischer Kältebelastung eine Zellvermehrung, sowie auch die Zunahme des Mitochondriengehaltes im BFG einsetzt. Durch eine gleichzeitige Zunahme der Durchblutung und des NA-Gehaltes im interscapulären BFG wird dessen erhöhte thermogenetische Kapazität verständlich (SMITH und HORWITZ 1969). Etwa zur gleichen Zeit, also während der ersten 10 Tagen der chronischen Kälteexposition nehmen die FFS im Serum von sowohl satten als auch von hungernden Tieren ab, während die Glucose im Serum gleichzeitig zunimmt (Abb. 3 und 4). Diese Änderungen in der Substratmobilisation während chronischer Kältebelastung können möglicherweise wie folgt erklärt werden: Als Erklärung bereits im vorangehenden Teil der DISKUSSION erwähnt, kann eine verstärkte Veresterung der FFS sowie eine vermehrte Oxydation der FFS und der Glucose z.B. im BFG und in der Leber eine Abnahme der Substrat-Konzentrationen im Serum verursachen (JOEL 1965, BRECH und GORDON 1967, HIMMS-HAGEN 1967). Die Anteile für die einzelnen erwähnten Prozesse z.B. bei akuter und chronischer Kälteexposition sind nicht genau bekannt. Die Voraussetzungen für eine verstärkte Veresterung der FFS während der chronischen Kälteexposition könnten durch die ungeklärte hohen Glucose-Konzentrationen unserer Ratten gegeben sein, da diese gleichzeitig auch die Freisetzung von Insulin stimulieren dürften (BRECH und GORDON 1967). Nach dem Ansicht von BRECH und GORDON (1967) scheint Insulin der einzige bedeutende Faktor zu sein, welcher die Freigabe der FFS aus dem Fettgewebe hemmt und gleichzeitig die Lipogenese aus Kohlenhydraten stimuliert. Zudem hat Insulin auch einen direkten hemmenden Einfluss auf das lipolytische System, wie es von FAIN et al. (1966) an isolierten Fettzellen von Ratten in der Abwesenheit von Glucose nachgewiesen wurde. Für die von uns gefundenen hohen Glucose-Konzentrationen im Serum kann möglicherweise auch die nach Angaben von BOULARD (1963) sowie HIMMS-HAGEN (1967) bei chronischer Kälteexposition nachgewiesene starke Gluconeogenese verantwortlich gemacht werden.

Die bei unseren Ratten, vor allem am Anfang der chronischen Kältebelastung festgestellten Gewichtsverluste (Abb. 7: hungernde und satte Tiere), welche nach der Auffassung von HEROUX (1958) sowohl eine Abnahme des Fettgehaltes (Körper) als auch ein Verlust von Körperwasser sowie Protein (Skelettmuskel) darstellen, könnten ebenfalls als ein Hinweis für eine Gluconeogenese aus nicht

Kohlenhydrat-Reserven angesehen werden. Nach der Meinung von MASORO (1966) besteht eine enge Beziehung zwischen der FFS im Serum einerseits und deren Oxydation im Skelettmuskel andererseits. Somit bedeutet eine Abnahme der FFS im Serum in den ersten Tagen der chronischen Kälteexposition (Abb. 3), wahrscheinlich die gleichzeitige Abnahme der FFS-Oxydation im Skelettmuskel zugunsten z.B. des Fettgewebes.

Der Einfluss von Denervierungen und Sympathicolytica auf die Funktion des interscapulären BFG

Nach bilateraler Denervierung des interscapulären BFG konnten wir im Gegensatz zu den Angaben von HAUSBERGER (1934) während unserer Versuchsdauer von 15 Tagen bei Zimmertemperatur keinerlei Gewichtsänderungen des interscapulären BFG feststellen. Dagegen verursachten bei unseren Ratten sowohl Denervierungen als auch die Behandlung mit Sympathicolytica eine eindeutige Hemmung der Kälte bedingten Hypertrophie des interscapulären BFG. Die festgestellte stärkere Wirksamkeit von DHE können wir dabei nicht erklären.

Auf Grund unserer Ergebnisse kommen wir zur von HIMMS-HAGEN (1967) ebenfalls vertretenen Ansicht, dass die kältebedingte Hypertrophie des interscapulären BFG vorwiegend durch den Einfluss des sympathischen Nervensystems verursacht wird.

Der Einfluss von Denervierungen und Sympathicolytica auf die Substrat-Mobilisation

Bilaterale Denervierung verhindert am ersten Tag der chronischen Kältebelastung (also im Akut-Versuch) weitgehend die Mobilisation der FFS (Tab. 3). Die Denervierung des BFG hat somit einen ähnlichen Effekt auf die FFS wie die Exstirpation desselben. In einer neueren Arbeit (SMITH und HORWITZ 1969) werden diese Befunde bestätigt. Dagegen bewirkte die Denervierung des interscapulären BFG keinen nachweisbaren Effekt auf die Glucose-Mobilisation. Da wir bereits nach 24 Stunden der Kälteexposition eine Abnahme des Hemmeffektes auf die FFS-Mobilisation durch Denervation feststellen konnten, vermuten wir, dass das interscapuläre BFG vor allem in der Mobilisation der FFS bei akuter Kältestress eine bedeutende Rolle spielt. Ähnliche Ergebnisse konnten in unseren pharmakologischen Versuchen gefunden werden. Alle drei verwendeten Pharmaka bewirkten eine starke Hemmung der FFS-Mobilisation bei akutem Kältestress. Vergleichbare Effekte durch Syrogingopin und Propranolol mit unterschiedlichen, meist höheren Dosen, wurden auch von STOCK und WESTERMANN (1965), ESTLER et al. (1966), WESTERMANN (1967) und OPITZ und CHU (1967) beschrieben.

Die Angaben von GOODMAN und KNOBIL (1959) wonach es nicht möglich ist, die durch Hunger verursachte „Hypermobilisation“ der FFS durch Sympathi-

colytica zu blockieren, können voll bestätigt werden. Sie dürfte somit nicht neuronal, sondern hormonellen Ursprungs sein. Die Mobilisation der Glucose konnten wir nur durch DHE eindeutig hemmen, während Syrosingopin und Propranolol keinen vergleichbaren Effekt zeigten. Die antihyperglycämische-Wirkung von DHE (durch Hemmung der von Adrenalin verursachten Hyperglycämie) wurde bereits von ROTHLIN (1946/47) sowie von LEVY und AHLQUIST (1961), bzw. SCHARBINE et al. (1968) beschrieben.

Auf Grund unserer Ergebnisse aus den beiden Versuchsreihen (Denervation und pharmakologische Blockierung) kann in Übereinstimmung mit GOODMAN und KNOBIL (1959) festgestellt werden, dass Hunger allein keinen geeigneten Stimulus für die Mobilisation der FFS darstellt. (Tab. 2 und 3). Erst eine Erhöhung der sympathischen Aktivität z.B. durch Kältestress bewirkte eine starke Zunahme der FFS im Serum unserer Ratten. Unsere Befunde stehen somit im Gegensatz zu den bereits erwähnten Angaben von HAUSERGER (1934), der durch Änderungen der Ernährungslage, Änderungen im Fettgehalt des interscapulären BFG nachgewiesen hat. Wir können jedoch diese Diskrepanz nicht erklären. Unsere Ergebnisse zeigen weiter, dass die Funktion und damit auch die durch Kälte bedingte Hypertrophie des interscapulären BFG vorwiegend unter dem Einfluss des sympathischen Nervensystems steht. Dieser Befund stimmt gut mit den Angaben von STOCK und WESTERMANN (1965), WESTERMANN (1967), COTTLE et al. (1967) sowie HIMMS-HAGEN (1967) überein, wonach sich das interscapuläre BFG wie ein sympathisch innerviertes Organ verhält.

Die Bedeutung des interscapulären BFG für die zitterfreie Thermogenese der Ratte

Die bei unseren neonaten und juvenilen Ratten festgestellten grossen relativen Gewichte des interscapulären BFG sprechen für die Annahme, dass die zitterfreie Thermogenese (im int. BFG) für die Thermoregulation dieser Tiere eine bedeutende physiologische Rolle spielt. Ueber das Ausmass der zitterfreien Thermogenese im interscapulären BFG im Verlaufe unserer Versuchsperiode (35 Tage) können wir jedoch keine quantitative Angaben machen da wir nur die aktuelle FFS-Mobilisation im Serum gemessen haben; über die dynamischen Vorgänge (z.B. Oxydation) im BFG aber nichts aussagen können. Es ist ebenfalls nicht bekannt wie weit die bei unseren juvenilen Ratten festgestellte Abnahme der relativen interscapulären BFG-Gewichte (Abb. 6) im Verlaufe der postembryonalen Entwicklung mit einer Abnahme der thermogenetischen Aktivität des BFG verknüpft ist.

Die thermogenetische Bedeutung des interscapulären BFG bei adulten Ratten wird nicht allgemein anerkannt. So vermutet HIMMS-HAGEN, dass die kleine Masse des BFG dieser Tiere (total höchstens 1 % des Körpergewichtes), welche nur einen geringen Anteil des gesamten O_2 -Verbrauchs für oxydative Vorgänge beansprucht, keine grosse Bedeutung für die gesamte Wärmeproduktion haben kann.

Im Gegensatz zu HIMMS-HAGENS Angaben vermuten wir, dass bei akutem Kältestress dem interscapulären BFG von adulten Ratten besonders wegen dessen Einfluss auf die FFS-Mobilisation, eine bedeutende Rolle in der zitterfreien Thermogenese zukommt. Durch die festgestellte starke FFS-Mobilisation können möglicherweise beträchtliche Mengen der FFS in die Skelettmuskeln gelangen (auch in die Leber) und dort verbrannt werden. Es ist uns aber ebenfalls nicht bekannt in welchem Masse das interscapuläre BFG an der gesamten zitterfreien Thermogenese sowohl bei akutem Kältestress als auch bei kälteadaptierten Tieren beteiligt ist.

Es wären weitere eingehende Untersuchungen notwendig um die genaue quantitative Rolle des interscapulären BFG in der zitterfreien Thermogenese bei juvenilen bzw. adulten Ratten abzuklären.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Reifung der zitterfreien Thermogenese bei *Rattus norvegicus alb.* wurde an Hand der FFS-Mobilisation und der Serum-Glucose nach akuter Kälteexposition, bzw. nach zusätzlichen NA-Gaben verfolgt.

2. Die Rolle des sympathischen Nervensystems bei der Mobilisation der FFS und der Glucose wurde durch Blockierungsversuche mit den beiden Sympathicolytica Syrogingopin und Guanethidin untersucht.

3. Neonate Ratten bis zum 5. Lebenstag sind nicht im Stande einen akuten Kältestress, bzw. eine zusätzliche NA-Gabe mit einer Mobilisation der zur zitterfreien Thermogenese benötigten Substrate zu beantworten. Nach dem 5. Lebenstag ist eine allmähliche Reifung des Mobilisationsvermögens zu beobachten, die auch am 35. Lebenstag die Adultwerte noch nicht erreicht hat. Dieser Reifungsverlauf geht Hand in Hand mit der Ansprechbarkeit der sympathischen Strukturen auf die erwähnten Sympathicolytica, was sich in einer zunehmenden relativen Hemmung der FFS-Mobilisation äussert.

4. Die Bedeutung des interscapulären BFG bei der Mobilisation der FFS und der Glucose bei adulten Ratten nach akuter und chronischer Kältebelastung wurde durch Denervierung und sympathische Blockade mit Syrogingopin, Propranolol und DHE untersucht.

5. Die kältebedingte Hypertrophie des interscapulären BFG steht unter sympathischer Kontrolle und lässt sich durch die genannten Sympathicolytica verhindern.

6. Die physiologische Rolle des interscapulären BFG wurde diskutiert.

RÉSUMÉ

1. La maturation de la capacité de thermogenèse sans tremblements a été étudiée chez le rat blanc par la mesure de la mobilisation des acides gras libres et du glucose du sérum, après exposition au froid et après injection de Noradrénaline.

2. Le rôle du système nerveux sympathique dans la mobilisation des acides gras et du glucose a été étudié par des essais de blocage par les Sympathicolytiques, la Syrosingopine et la Guanethidine.

3. Les rats nouveau-nés jusqu'au 5^e jour ne sont pas capables de réagir au refroidissement ni à la Noradrénaline par une mobilisation des substances nécessaires à une thermogenèse sans tremblements. Après le 5^e jour, on constate une maturation progressive de la capacité de mobilisation qui n'atteint pas encore les valeurs adultes au 35^e jour. Cette maturation accompagne les capacités de réponse du système sympathique aux Sympathicolytiques mentionnés et qui se traduit par l'inhibition progressive de la mobilisation des acides gras.

4. Le rôle de la graisse brune interscapulaire dans la mobilisation des acides gras et du glucose chez les rats adultes a été étudié par dénervation et par blocage du système sympathique.

5. L'hypertrophie de la graisse brune interscapulaire due au froid est sous le contrôle du système sympathique et peut être empêchée par les Sympathicolytiques.

6. On discute du rôle physiologique de la graisse brune interscapulaire.

SUMMARY

1. The maturation of the capacity for tremorless (nonshivering) thermogenesis in the albino *Rattus norvegicus* has been studied by measurements of the mobilization of free fatty acids and of serum glucose after acute exposure to cold or injection of Noradrenalin (Norepinephrin).

2. The role of the sympathetic nervous system in mobilizing the fatty acids and glucose was studied through attempted blocking by the sympathicolytic substances Syrosingopin and Guanethidin.

3. New-born rats up to the 5th day of life are unable to react against cold or against Noradrenalin with a mobilizing of those substances needed for tremorless thermogenesis. After the 5th day, there is a progressive maturation of the mobilization ability which still does not reach adult values at 35 days of age. This

maturation goes hand in hand with the response capacity of the sympathetic nervous system to the above mentioned sympathicolytic substances, resulting in a progressive inhibition of fatty acid mobilization.

4. The role by the interscapular brown fat in the mobilizing of fatty acids and of glucose in the adult rats has been studied by denervation and by blocking of the sympathetic nervous system.

5. The hypertrophy of interscapular brown fat due to cold is controlled by the sympathetic nervous system and can be prevented by sympathicolytic substances.

6. The physiological role played by the interscapular brown fat is discussed.

6. LITERATUR

- ADOLPH, E. F. 1957. *Ontogeny of physiological regulations in the rat*. Quart. Rev. Biol. 32: 89-137.
- BECK, L. V., D. S. ZAHARKO, S. C. KALSER. 1967. *Variation in serum insulin and glucose of rats with chronic cold exposure*. Life Sci. 6: 1501-1506.
- BOULOUARD, R. 1963. *Effects of cold and starvation on adrenocortical activity of rats*. Fed. Proc. 22: 750-754.
- BRECH, W. J., E. S. GORDON. 1967. *Die physiologische Rolle des Fettgewebes*. Klin. Wochenschr. (Jg. 45) 18: 905-917.
- BRODIE, B. B., M. S. COMER, E. COSTA, A. DLABAC. 1966. *The role of brain serotonin in the mechanism of central action of reserpine*. J. Pharmacol. exp. Ther. 152: 340-349.
- BROOKER, W. D., D. V. CALVERT. 1967. *Blockade of catecholamine mediated release of free fatty acids from adipose tissue in vitro*. Arch. int. Pharmacodyn. 169: 117-130.
- BRÜCK, K. 1961. *Temperature regulation in the newborn infant*. Biol. Neonat. 3: 65-119.
- 1967. *Die Bedeutung des braunen Fettgewebes für die Temperaturregelung des neugeborenen und kälteadaptierten Säugers*. Naturwissensch. (Jg. 54) 7: 156-162.
- BRÜCK, K. und B. WÜNNENBERG. 1965a. *Über die Modi der Thermogenese beim neugeborenen Warmblüter. Untersuchungen am Meerschweinchen*. Pflügers Arch. ges. Physiol. 282: 362-375.
- B. WÜNNENBERG. 1965b. *Untersuchungen über die Bedeutung des multiloculären Fettgewebes für die Thermogenese des neugeborenen Meerschweinchens*. Pflügers Arch. ges. Physiol. 283: 1-16.
- W. WÜNNENBERG. 1966. *Beziehung zwischen Thermogenese im „braunen“ Fettgewebe, Temperatur im cervicalen Anteil des Vertebralkanals und Kältezittern*. Pflügers Arch. ges. Physiol. 290: 167-183.
- BUCHANAN, A. R., R. M. HILL. 1947. *Temperature regulation in albino rats correlated with determinations of myelin density in the hypothalamus*. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med. 66: 602-608.
- CHANG, C. C., E. COSTA, B. B. BRODIE. 1965. *Interaction of guanethidin with adrenergic neurons*. J. Pharmacol. exp. Ther. 147: 303-312.

- COTTLE, W. H., C. W. NASH, A. T. VERESS, B. A. FERGUSON. 1967. *Release of noradrenaline from brown fat of cold acclimated rats*. Life Sci. 6: 2267-2271.
- DAVIS, T. R. A. 1963. *Nonshivering thermogenesis*. Fed. Proc. 22: 777-82.
- DAWKINS, M. J. R., D. HULL. 1964. *Brown adipose tissue and the response of new-born rabbits to cold*. J. Physiol. Lond. 172: 216-238.
- DEPOCAS, F. 1962. *Body glucose as fuel in white rats exposed to cold: results with fasted rats*. Am. J. Physiol. 202: 1015-1018.
- R. MASIRONI. 1960. *Body glucose as fuel for thermogenesis in the white rat exposed to cold*. Am. J. Physiol. 199: 1051-1055.
- DOLE, V. P. 1956. *Relation between non-esterified fatty acids in plasma and the metabolism of glucose*. J. clin. Invest. 35: 150-154.
- DONHOFFER, SZ., F. SARDY, GY. SZEGVARY. 1964. *Brown adipose tissue and thermoregulatory heat production in the rat*. Nature Lond. 203: 765-66.
- EDMONSON, J. H., H. M. GOODMAN. 1962. *Effect of reserpine on fatty acid mobilisation*. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med. 110: 761-763.
- ESTLER, C. J., O. STRUBELT, H. P. T. AMMON. 1966. *Der Einfluss adrenerger β -Blockade auf die Wärmebildung bei akuter Kälteexposition*. Pflügers Arch. ges. Physiol. 289: 227-236.
- FAIN, J. N., V. P. KOVACEV, R. O. SCOW. 1966. *Antilipolytic effects of insulin in isolated fat cells of the rat*. Endocrinology 78: 773.
- FAIRFIELD, J. 1948. *Effects of cold on infant rats: body temperatures, O_2 -consumption, electrocardiograms*. Am. J. Physiol. 155: 355-65.
- FLEXNER, L. B. 1955. *Enzymatic and functional patterns of the developing mammalian brain*. In: *Biochemistry of the developing brain*, Waelsch H. Ed. Acad. Press, New York.
- GILGEN, A., R. P. MAICKEL, O. NICODIJEVIC, B. B. BRODIE. 1962. *Essential role of catecholamines in the mobilisation of free fatty acids and glucose after exposure to cold*. Life Sci. 12: 709-715.
- GLOWINSKI, J., J. AXELROD, I. J. KOPIN, R. J. WURTMAN. 1964. *Physiological disposition of H^3 -noradrenalin in the developing rat*. J. Pharmac. exp. Ther. 146: 48-53.
- GOODMAN, C. S., A. GILMAN. 1965. *The pharmacologic basis of the therapeutics*. 3rd ed. McMillan NY.
- GOODMAN, H. M., E. KNOBIL. 1959. *Effects of adrenergic blocking agents on fatty acid mobilisation during fasting*. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med. 102: 493-495.
- HAHN, P. 1956. *The development of thermoregulation III: The significance of fur in the development of thermoregulation in rats*. Physiol. Bohemoslov. 5: 428.
- HANNON, J. P. 1963. *Current status of carbohydrate metabolism in the cold-acclimatized mammals*. Fed. Proc. 22: 856-861.
- A. M. LARSON. 1962. *Fatty acid metabolism during noradrenalin-induced thermogenesis in the cold-acclimatized rat*. Am. J. Physiol. 203: 1055-1061.
- HAUSBERGER, F. X. 1934. *Über die Innervation der Fettorgane*. Zeitschr. mikr. anat. Forsch. 36: 231-266.
- O. GUJOT. 1937. *Über die Veränderung des Gehaltes an Fett-, Wasser-, Glycogen-, und Trockensubstanz im wachsenden Fettgewebe junger Ratten*. Naunyn-Schmiedeberg's Arch. exp. Path. Pharmac. 187: 647-654.
- HEMINGWAY, A. 1963. *Shivering*. Physiol. Rev. 43:397-422.
- HEROUX, O. 1958. *Weights and composition of muscles of warm- and cold acclimated rats*. Can. J. Biochem. Physiol. 36: 289-293.

- HILL, R. M. 1947. *The control of body-temperature in white rats*. Am. J. Physiol. 149: 650-656.
- HIMMS-HAGEN, J. 1967. *Sympathetic regulation of metabolism*. Pharmacol. Rev. 10: 367-461.
- HSIEH, A. C. L., L. D. CARLSON. 1957. *Role of adrenaline and noradrenaline in chemical regulation of heat production*. Am. J. Physiol. 190: 243-246.
- C. W. PUN, K. M. LI, K. W. TI. 1966. *Circulatory and metabolic effects of noradrenalin in cold-adapted rats*. Fed. Proc. 25: 1205-1209.
- HUGHES-ORLANS, F. B., K. F. FINGER, B. B. BRODIE. 1960. *Pharmacological consequences of the selective release of peripheral noradrenalin by syrosingopin (SU 3118)*. J. Pharmac. exp. Ther. 128: 131-139.
- HULL, D. 1966. *The structure and function of brown adipose tissue*. Br. med. Bull. 22: 92-96.
- JOEL, C. D. 1965. *The physiological role of brown adipose tissue*. In: Handbook of Physiology. Section 5: Adipose tissue. 59-85.
- JOHANSSON, B. 1959. *Brown fat: A review*. Metabolism 8: 221-240.
- KLEIBER, M. 1967. *Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier*. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- KUNTZMANN, R., E. COSTA, G. L. GESSA, B. B. BRODIE. 1962. *Reserpine and guanethidin action on peripheral stores of catecholamines*. Life Sci. 3: 65-74.
- LARSON, A. L., H. E. EDERSTROM. 1962. *Blood glucose changes induced by cold, epinephrine and norepinephrine in dogs of various ages*. Proc. Soc. Exptl. Biol. Med. 110: 131-134.
- LEVY, B., R. P. AHLQUIST. 1961. *An analysis of adrenergic blocking activity*. J. Pharmacol. exp. Ther. 133: 202.
- MALLOW, S. 1963. *Cold effects in rats: plasma and adipose tissue free fatty acid and adipose lipase*. Am. J. Physiol. 204: 157-164.
- MARTIN, R. 1962. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchter-Ontogenese (Cavia cobaya Schreb. und Rattus norvegicus Erxleben)*. Rev. suisse Zool. 69: 617-727.
- MASORO, E. J. 1966. *Effect of cold on metabolic use of lipids*. Physiol. Rev. 46: 67-101.
- MOORE, R. E. 1964. *Chemical regulation of heat production in the neonate*. Maardschr. Kindergeneesk. 32: 621.
- M. C. UNDERWOOD. 1963. *The thermogenic effects of noradrenalin in new-born and infants kittens and other small mammals*. J. Physiol. Lond. 168: 290-317.
- MOUNT, L. E. 1959. *The metabolic rate of the new-born pig in relation to environmental temperature and to age*. J. Physiol. Lond. 147: 333.
- NOVAK, M., P. HAHN, O. KOLDOVSKY, V. MELICHAR. 1965. *Triglyceride and free fatty acid content of serum, lungs, liver and adipose tissue during postnatal development of the rat. The effect of starvation and olive oil administration*. Physiol. Bohemoslov. 14: 38-45.
- OPITZ, K., H. CHU. 1968. *Zur stoffwechselsteigernden Wirkung der Brenzcatechinamine*. Naunyn-Schmiedebergs Arch. exp. Path. Pharmac. 259: 329-343.
- PERKINS, M., R. L. SIDMAN. 1962. *Effect of reserpine on noradrenalin content of innervated and denervated brown adipose tissue of the rat*. Nature Lond. 193: 137-138.
- PHILIPPU, A., H. J. SCHÜMANN. 1962. *Der Einfluss von Guanethidin und Brethylum auf die Freisetzung von Brenzcatechinaminen*. Naunyn-Schmiedebergs Arch. exp. Path.-Pharmac. 243: 26-35.

- POCZOPKO, P. 1961. *A contribution to the studies on changes of energy metabolism during postnatal development. I. Development of mechanisms of body temperature regulation in rats.* J. Cell. Comp. Physiol. 57-58: 175-184. Suppl. 1.
- PÖHL, M. 1955. *Zur Pathologie des braunen Fettgewebes im Säuglingsalter.* Öst. Z. Kinderheilk. 11: 12.
- PORTMANN, A. 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Med. Grundlagenforsch. 4: 1-62.
- RANDLE, P. J., P. B. GARLAND, C. N. HALES, E. A. NEWHOLM. 1963. *The glucose fatty acid cycle. Its role in insulin sensitivity and the metabolic disturbance of diabetes mellitus.* Lancet 1: 785.
- RIMMER, A. D., E. SCHÖNBAUM, E. A. SELLERS. 1962. *Effect of norepinephrine on blood glucose and free fatty acids in cold-adapted rats.* Am. J. Physiol. 203: 95-97.
- ROTHLIN, E. 1946/47. *The pharmacologie of the natural and dihydrogenated alcaloids of ergot.* Bull. Acad. Suisse Sci. Med. 2: 1.
- SCRIABINE, A., S. BELLET, A. KERSHBAUM, L. J. FEINBERG. 1968. *Effect of dihydroergotamine on plasma free fatty acids (FFA) in dogs.* Life Sci. 7: 453-463.
- SIDMAN, R. L., D. W. FAWCETT. 1954. *The effect of peripheral nerve section on some metabolic responses of brown adipose tissue in mice.* Anat. Rec. 118: 487-497.
- SMITH, R. E. 1964. *Thermoregulatory and adaptive behavior of brown adipose tissue.* Science 146: 1686-1689.
- R. J. HOCK. 1963. *Brown fat: Thermogenic effector of arousal in hibernators.* Science 140: 199.
- D. J. HOLIER. 1962. *Metabolism and cellular function in cold acclimatisation.* Physiol. Rev. 42: 60-142.
- B. A. HORWITZ. 1969. *Brown fat and thermogenesis.* Physiol. Rev. 49: 330-425.
- J. C. ROBERTS. 1964. *Thermogenesis of brown adipose tissue in cold acclimated rats.* Am. J. Physiol. 206: 143-148.
- STERN, D. N., R. P. MAICKEL. 1963. *Studies on starvation-induced hypermobilisation of free fatty acids (FFA).* Life Sci. 11: 872-77.
- STOCK, K., E. WESTERMANN. 1965. *Über die Bedeutung des Noradrenalin-Gehaltes im Fettgewebe für die Mobilisierung unveresterter Fettsäuren.* Naunyn Schmiedebergs Arch. exp. Path. Pharmac. 251: 465-467.
- SUTHERLAND, E. W., T. W. RALL. 1960. *The relation of adenosine-3,5-phosphate and phosphorylase to the actions of catecholamines and other hormones.* Pharmacol. Rev. 12: 265.
- TAYLOR, P. M. 1960. *O₂-consumption in newborn rats.* J. Physiol. Lond. 154: 153-168.
- WERKSTEIN, D. R. 1964. *Sympathetic function and development of temperature regulation.* Am. J. Physiol. 206: 823-826.
- WESTERMANN, E. 1967. *Mechanismus und pharmacologische Beeinflussung der endocrinen Lipolyse.* 12. Symposium der Deutschen Gesellschaft für Endocrinologie über „Die Endocrine Regulation des Fettstoffwechsels“ in Wiesbaden April 1966. Berlin, Heidelberg, New-York: Springer.
- WIRSEN, C. 1965. *Distribution of adrenergic nerve fibers in brown and white adipose tissue.* In: Handbook of Physiology. Section 5, Adipose tissue: 197-200.
- ZEISBERGER, E., K. BRÜCK. 1967. *Quantitative Beziehungen zwischen Noradrenalin-Effekt und Ausmass der zitterfreien Thermogenese bei Meerschweinchen.* Pflügers Arch. ges. Physiol. 296: 263-275.

Biometrie und Fortpflanzungsbiologie
der Rötelmaus *Clethrionomys glareolus*
(Schreber, 1780)
auf verschiedenen Höhenstufen der Schweiz

von

Caesar CLAUDE

Zoologisches Museum der Universität Zürich

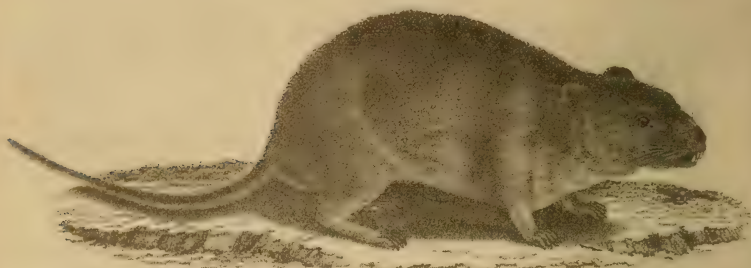
Mit 16 Abbildungen und 16 Tabellen.

INHALT

1. Einleitung	436
2. Fang- und Messmethoden	439
3. Altersbestimmung	440
4. Fangorte	441
5. Morphologischer Vergleich der ausgewachsenen Rötelmäuse	444
6. Einfluss von Klimafaktoren auf die Morphologie	451
7. Dauer der Fortpflanzungsperiode	455
8. Wurfzahl und Wurfgrösse	462
9. Zahnwurzelwachstum	466
10. Alterszusammensetzung und Generationenfolge	470
11. Diskussion	472
12. Zusammenfassung, Résumé, Summary	475
13. Literaturverzeichnis	478

1. EINLEITUNG

Das wissenschaftliche Interesse an der Rötelmaus der Schweiz begann in der Mitte des 19. Jahrhunderts. 1844 beschrieb SCHINZ die Rötelmaus des Gotthardgebietes als Nagersche Maus, *Hypudaeus nageri*. Diese Erstbeschreibung der westalpinen Rötelmaus ist in Vergessenheit geraten; denn MILLER (1912),



Die Nagersche Feldmaus
Hypudaeus Nageri.

Abb. 1.

Darstellung der westalpinen Rötelmaus *Clethrionomys glareolus nageri*
in der Erstbeschreibung von SCHINZ (1844).

ELLERMAN (1940) und ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1951) geben für die Erstbeschreibung SCHINZ (1845) an. SCHINZ hat aber in einer Arbeit über die Feldmäuse bereits 1844 die Nagersche Maus beschrieben und auch eine Abbildung beigefügt (Abb. 1). Seine Beschreibung lautet: „Die Ohren sind breit, fast unter dem Pelze verborgen, doch etwas vorragend, abgerundet, der Kopf dick, der Schwanz mittelmässig lang, die Augen klein. Die Farbe ist auf dem Rücken, dem Hinterhals und Scheitel schön kastanienbraunroth, die Haare an der Wurzel schwarzgrau, an den Spitzen braunroth, die Seiten mäusegrau, die untern Teile hell aschgrau, die Füße weisslich. Der Schwanz kurz behaart, am Ende mit einem kleinen Pinsel, oben schwärzlich, unten weisslich. Die Vorderfüsse vierzehig, die hintern fünfzehig. Schnurrhaare mittelmässig, weissgrau. Die Länge von der Schnauze bis zur Schwanzwurzel 4'' 5''' , des Schwanzes 2'' 1'''.“ Als Fundort gibt SCHINZ das Hölzli, eine schattige Lawinenmatte, am Fusse der Unteralp

in der Nähe von Andermatt (Kanton Uri) an. 1845 hat er Rötelmäuse vom Oberalpsee erhalten und beschrieben. Diese zweite Erwähnung der alpinen Rötelmaus galt bisher als Erstbeschreibung. Während ELLERMAN (1940) und MATTHEWS (1952) die Nagersche Maus noch als eigene Art aufführen, stellte MILLER (1912) sie als Unterart *nageri* zur Rötelmaus *Clethrionomys glareolus*. Diese systematische Stellung hat sie auch heute inne (ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1951).

Im Berner Oberland fand FATIO (1862) eine Rötelmaus, der er wegen des zweifarbigen Körpers den Namen *Myodes bicolor* gab. Er ordnete sie 1867 ohne Unterartenbenennung bei der Rötelmaus ein. Die Rötelmäuse des Mittellandes wurden erstmals von FATIO (1867) im Genferseegebiet untersucht. Er gab ihnen keinen eigenen Unterartnamen. MILLER (1900) stellte die Tiere des südwestlichen Mittellandes und des benachbarten Frankreichs in eine neue Unterart: *Clethrionomys glareolus helveticus*. In seinem Werk über die Säugetiere Westeuropas (1912) führt er für die Schweiz die beiden Unterarten *Clethrionomys glareolus nageri* in den Alpen und *Clethrionomys glareolus helveticus* im südwestlichen Mittelland auf. VON BURG (1922, 1923) trug Rötelmäuse aus verschiedenen Gebieten der Schweiz zusammen und erachtete die regionalen Unterschiede als gross genug, um die Rötelmäuse in 5 Unterarten aufzuteilen:

Clethrionomys glareolus helveticus im Mittelland und den Voralpen,
Clethrionomys glareolus nageri im Wallis und den Zentralalpen,
Clethrionomys glareolus intermedius im Engadin und Bergell,
Clethrionomys glareolus bicolor im Berner Oberland und
Clethrionomys glareolus jurassicus im Schweizer Jura.

Die starke Aufsplitterung fand keine Anerkennung. Man hielt sich in der Folge an die Einteilung von MILLER (1912) und rechnete die montanen Rötelmäuse zur Unterart *Clethrionomys glareolus nageri*, die Tiere der tieferen Lagen zu *Clethrionomys glareolus helveticus*. BAUMANN (1949), ELLERMAN und MORRISON-SCOTT (1951), MEYLAN (1966) und CLAUDE (1967, 1968) übernahmen diese Einteilung. Von LEHMANN (1962) stellt auch die Rötelmäuse des Fürstentums Liechtenstein zu dieser Unterart. Hingegen gehören nach BAUER, KRAPP und SPITZENBERGER (1967) die Rötelmäuse des Vorarlberger Rheintales zur Unterart *Clethrionomys glareolus vesanus*. Diese Autoren nehmen an, dass auch die Rötelmäuse des zentralen und östlichen Mittellandes als *vesanus* bezeichnet werden müssen. Dies steht im Widerspruch zu MILLER (1900), der zwei Rötelmäuse aus St. Gallen zu *Clethrionomys glareolus helveticus* stellte, trotz Abweichungen im Schädelbau von der typischen *Clethrionomys glareolus helveticus*. Für eine Klärung der systematischen Stellung der schweizerischen Rötelmäuse ausserhalb der Alpen sind statistische Untersuchungen an zahlreichem Material nötig.

Um die morphologische Abgrenzung zwischen der alpinen und der Mittelland-Rötelmaus festzustellen, untersuchte ich 1962 und 1963 je eine Population in

Zürich von 620 m Höhe und auf der Göscheneralp von 1700 m Höhe (CLAUDE 1967). Der alpine Fangort ist interessant, weil er im Bereich des Gotthardmassives liegt. In der Luftlinie ist er nur etwa 8 km vom Ort entfernt, woher die Rötelmäuse der Erstbeschreibung von SCHINZ (1844) stammten. Die Untersuchung ergab deutliche Unterschiede zwischen den ausgewachsenen Tieren von der Göscheneralp und von Zürich. Dagegen sind die jungen Individuen der beiden Orte einander sehr ähnlich. Die Färbung der alpinen Rötelmäuse entspricht den Angaben in der Erstbeschreibung von SCHINZ. Die Tiere von Zürich sind auf der Oberseite heller rot. Die rote Zone erstreckt sich bis auf die Seiten, wo sie allmählich in eine gelbgraue Farbe übergeht. Die Bauchseite ist hellgrau, der Schwanz oben dunkelgrau und unten hellgrau gefärbt. Eine scharfe Grenze zwischen der Färbung der Schwanzoberseite und der Unterseite, wie sie bei den Göscheneralptieren oft auftritt, ist bei den Rötelmäusen von Zürich nur selten zu finden. Die adulten alpinen Tiere haben grössere Dimensionen in folgenden Merkmalen: Kopf-Rumpflänge, Schwanzlänge, Ohrlänge, Condylbasallänge, Jochbogenbreite, Breite der Squamosakämme, Nasal- und Diastemalänge. Diese Unterschiede müssen anhand von zahlreicherem Material bestätigt und ergänzt werden. Dabei ist zu berücksichtigen, dass lokale klimatische Verhältnisse die Morphologie der Rötelmäuse beeinflussen können. In den Bergen besteht ein grosser klimatischer Unterschied zwischen einem nach Norden exponierten Hang und einem Südhang. Die Tatsache, dass sich junge Tiere aus den Bergen und aus dem Mittelland nicht unterscheiden, lässt die Möglichkeit offen, dass der Umwelteinfluss auf das Wachstum der Rötelmäuse von Bedeutung ist. Handelt es sich bei den gefundenen Unterschieden um einen ausschliesslichen Klimaeinfluss, oder sind es genetische Unterschiede? Um dieses Problem zu klären, wurden von 1965 bis 1968 Rötelmäuse an verschiedenen Orten und auf verschiedenen Höhen in der Schweiz gefangen.

Herr Prof. H. Burla regte die Arbeit an und vermittelte mir Spesenentschädigung aus Krediten, die dem Zoologischen Museum zur Verfügung stehen. Herr Dr. F. Frank in Oldenburg führte mich in die Forschungsmethoden an Kleinsäugetern ein. Herr Prof. E. Batschelet und Herr Dr. F. Hampel berieten mich in statistischen Fragen. Herr F. Bunnell, Berkeley, USA, arbeitete 1965/66 in Zürich an der ETH über Schäden, die Mäuse an der Waldvegetation verursachen. Er überliess mir die gefangenen Rötelmäuse zur weiteren Verarbeitung. Von Herrn J. Mattli erhielt ich Kleinsäugetiere, die er im Winter auf der Göscheneralp fing. Herr Dr. A. Meylan stellte mir Rötelmäuse aus dem Kt. Waadt für Vergleichszwecke zur Verfügung. Frl. D. Kobelt versorgte während meiner Abwesenheit die lebenden Tiere. Ihnen allen danke ich, wie auch den Dozenten und Kollegen, die mich mit Anregungen und Ratschlägen unterstützten. Im Besonderen gilt der Dank meinen Familienangehörigen, die mir durch finanziellen Aufwand das Studium ermöglichten.

2. FANG- UND MESSMETHODEN

Für den Fang der Tiere wurden kleine Mäuseschlagfallen an Orten aufgestellt, wo Gänge, abgebissene Pflanzenteile, Kot und andere Spuren auf Kleinsäuger hindeuteten. Als Köder dienten gequetschte Walnüsse. Von 1965 bis 1968 fing ich 374 Rötelmäuse. Für einige Abschnitte der Untersuchung wurden auch die Rötelmäuse der Jahre 1962/63 einbezogen, so dass total 540 Tiere zur Verfügung standen. Das Ausmessen der toten Tiere erfolgte unmittelbar nach dem Einsammeln. Die Tiere wurden mit und ohne Verdauungsapparat auf einer Handwaage in Zehntelgrammen gewogen. Bei trächtigen Weibchen wurde zusätzlich das Gewicht ohne Geschlechtsapparat bestimmt. Für die Messung der Kopf-Rumpflänge und Schwanzlänge lagen die Tiere mit dem Rücken flach auf einem Brettchen. Der Schwanzansatz (Hinterende der Beckenknochen), die Schwanzspitze und die Nasenspitze wurden mit Stecknadeln markiert und die Kopf-Rumpf- und Schwanzlänge auf dem Brett ausgemessen. Die Weibchen wurden auf den Zustand der Zitzen und des Milchgewebes geprüft. Waren Embryonen vorhanden, so wurde ihre Zahl und die Verteilung auf die beiden Uteri festgestellt, sowie die Scheitel-Steisslänge gemessen. Auch notierte ich Zahl und Grösse der Plazentanarben. Bei den Männchen wurde die Grösse der Vesicula seminales beachtet, die Länge und Breite der Hoden gemessen. Von jedem Tier entnahm ich aus der Mitte des Hodens ein kleines Stück, brachte es in 0,9% physiologische Lösung und prüfte im Mikroskop auf Vorhandensein von Spermien oder Spermatiden. Anschliessend bewahrte ich die Tiere in 70% Alkohol auf. Später präparierte ich die Schädel heraus und reinigte sie ohne Benützung von Chemikalien. Die getrockneten Schädel wurden unter dem Binokular mit einer Schublehre auf Zehntelmillimeter genau gemessen. 28 Merkmale am äusseren Körper und am Schädel wurden berücksichtigt. Die gemessenen Merkmale und die dafür verwendeten Abkürzungen sind:

Gew	= Gesamtgewicht
Gew.o.V.	= Gewicht ohne Verdauungsapparat
KR	= Kopf-Rumpflänge: Nasenspitze bis Schwanzansatz
S	= Schwanzlänge: Schwanzansatz bis Schwanzspitze, ohne vorstehende Haare
O	= Ohrlänge: tiefste Ausbuchtung bis äusserste Spitze der Ohrmuschel
H	= Hinterfusslänge: Ferse bis längste Zehe ohne Krallen
Cb	= Condylbasallänge: Prosthion bis Hinterrand der Condyli occipitales
GSI	= grösste Schädelhöhe: Prosthion bis Opisthokranion
Bl	= Basallänge: Prosthion bis Basion
Sb	= Schädelbreite zwischen den Squamosakämmen

Nl	= Nasallänge: Rhinion bis Nasion
D	= Diastema: aboraler Alveolarrand der Incisiven bis oraler Alveolarrand des ersten Molaren im Oberkiefer
F	= Frontallänge: Nasion bis Bregma
P	= Parietallänge: Bregma bis Lambda
Ip	= Interparietallänge: Lambda bis oralster Punkt des Supraoccipitale in der Sagittallinie
Mrl	= Länge der oberen Molarenreihe: Vorderer Alveolarrand des ersten Molaren bis aboraler Rand des hintersten Molaren
Ibs	= Jochbogenbreite: grösste Breite zwischen den Aussenrändern der Jochbogen
Ibz	= Breite zwischen den Aussenrändern der Processi zygomatici des Temporale an der Knickstelle
Io	= Interorbitalbreite
GhB	= Schädelhöhe: Wölbungsscheitel der Bullae tympani bis höchster Punkt auf der Sutura sagittalis
GzB	= Gehirnkapselhöhe: Basion bis höchster Punkt auf der Sutura sagittalis
Ga	= Vordere Schädelhöhe: Molare bis Schnittpunkt der Verbindungslinie der Entorbitale mit der Sutura sagittalis
Rv	= Vordere Rostrumbreite auf Höhe der Incisiven
Rh	= Hintere Rostrumbreite zwischen den oralen Rändern der Foramina infraorbitale
BMa	= Distanz zwischen den unteren Rändern der Meati acustici externi
Gspl	= Gaumenspaltenlänge: Länge der Fissura palatina
Ukh	= Unterkieferhöhe: Oberer Rand des Processus articularis bis Grundlinie der Unterkieferbasiskante
Ukl	= Unterkieferlänge: oraler Alveolarrand des vordersten Molaren bis aboralster Punkt des Processus articularis.

3. ALTERSBESTIMMUNG

Bei jungen Rötelmäusen sind die Backenzähne unten offen. Im Alter von einigen Wochen schliessen sie sich und bilden eine vordere und hintere Wurzel, deren Länge im Laufe des Lebens zunimmt. Die Länge der Molarenwurzeln als Mass für das Alter wurde zuerst von ZIMMERMANN (1937) verwendet. Später haben neben anderen auch PRYCHODKO (1951), WASILEWSKI (1952), ZEJDA (1961), HAITLINGER (1965), MAZAK (1963) und GRUBER und KAHMANN (1968) die Brauchbarkeit dieses Altersmerkmals bestätigt. Die beiden Wurzeln des ersten unteren Molaren sind ungleich lang, so dass sich für die Messung Schwierigkeiten

ergeben. Ich habe als Wurzellänge den Abstand vom höchsten Punkt der Zahnbasis zur Verbindungslinie zwischen der vorderen und hinteren Wurzelspitze gemessen, wie in der Abb. 2 eingezeichnet. TUPIKOVA, SIDOROVA und KONOVALOVA (1968) haben an Stelle des ersten unteren Molaren die Wurzellänge am oberen mittleren Molaren gemessen, da dieser Zahn zwei gleichlange Wurzeln aufweist

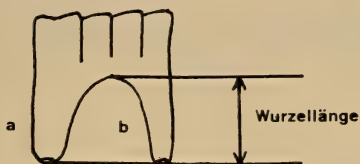


ABB. 2.

Seitenansicht des ersten, unteren Molars.
a = orale Wurzel, b = aborale Wurzel.

und sich leicht herauspräparieren lässt. Die Messungen ergaben für beide Zähne übereinstimmende Resultate. Für die Altersklassen nahm ich die gleiche Gruppierung vor wie WASILEWSKI (1952):

Wurzellänge 0	Altersklasse I
„ 0,1—0,3 mm	„ II
„ 0,4—0,9 mm	„ III
„ 1,0—1,5 mm	„ IV
„ über 1,5 mm	„ V

Bisher ist noch unbekannt, ob die Beschaffenheit der Nahrung das Wurzelwachstum beeinflusst.

4. FANGORTE

Die Rötelmäuse wurden an 6 Orten von 400 m bis zu 1700 m über Meer gefangen. Abbildung 3 zeigt die Höhenlage der Fangorte und die Luftliniendistanzen zwischen den untersuchten Populationen. Die Fangorte liegen auf einer Achse vom Mittelland bis in die Alpen. Diese Achse folgt ziemlich genau der Nord-Südrichtung (Abb. 4).

Population I: Aegert, 435 m über Meer.

Aegert ist ein kleines isoliertes Wäldchen, 6 km nordöstlich vom Zentrum Zürichs entfernt. Es liegt in einer Ebene mit feuchtem und lehmigem Boden. Die vorherrschenden Bäume sind Rotbuchen (*Fagus silvatica*). Weniger häufig

treten Stieleichen (*Quercus robur*) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*) auf. Zwischen diesen Laubbäumen wachsen angepflanzte Fichten (*Picea abies*). Der Boden ist nur spärlich von Kräutern bewachsen.

Population II: Uetliberg, 630 m über Meer.

Der Fangplatz liegt auf der Nordseite des Uetliberges im Lehrwald der ETH, 5 km westlich der Stadtmitte Zürichs. An der Fangstelle ist das Gelände flach, zum Teil ganz wenig nach Norden geneigt. Die Tiere dieser Population wurden



ABB. 3.

Höhenlage der Fangplätze und Luftliniendistanz zwischen den Orten.

von Herrn F. Bunnell von Februar bis Juni 1966 gefangen. Die Vegetation besteht aus Rotbuchen (*Fagus silvatica*), Hagebuchen (*Carpinus betulus*), Stieleichen (*Quercus robur*), Eschen (*Fraxinus excelsior*) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*).

Population III: Unterägeri, 840 m über Meer.

Dieser Fangort liegt 3 km südwestlich der Ortschaft Unterägeri, am nach Nordosten gerichteten Hang des Rossberges. Es ist ein Voralpengebiet. Fichten (*Picea abies*) und Rotbuchen (*Fagus silvatica*) sind zu gleichen Teilen vertreten. Weniger häufig sind Eschen (*Fraxinus excelsior*) und Bergahorn (*Acer pseudoplatanus*). Am Boden wachsen stellenweise Heidelbeerstauden (*Vaccinium myrtillus*). Die feuchte und lockere Erde rutscht leicht ab.

Population IV: Pfaffensprung, 840 m über Meer.

Die Rötelmäuse stammen von einem nach Westen gerichteten Steilhang, südlich der Ortschaft Gurtellen. Fichten (*Picea abies*) herrschen vor. Da-

zwischen wachsen wenig Laubbäume. Der Boden ist feucht und mit viel Moospflanzen bedeckt. Die Sonnenbestrahlung ist infolge des sehr engen Reusstales gering.

Population V: Wassen, 1240 m über Meer

Die Tiere wurden 4 km westlich von Wassen, im Meiental, gefangen. Als Fangplatz wurde ein nach Süden geneigter Hang mit subalpinem Fichtenwald

ABB. 4.

Geographische Lage der Fangorte.

- | | |
|----------------|-------------------|
| 1 = Aegert | 4 = Pfaffensprung |
| 2 = Uetliberg | 5 = Wassen |
| 3 = Unterägeri | 6 = Göscheneralp |
| A = Adlisberg | |



(*Piceetum subalpinum*) gewählt. Infolge der starken Sonneneinstrahlung ist der Boden in den oberen Schichten trocken. Heidelbeersträucher (*Vaccinium myrtillus*) sind häufig, dagegen ist der Bewuchs mit Kräutern spärlich.

Population VI: Göscheneralp, 1700 m über Meer.

Während ich in den Jahren 1962/63 die Tiere des Südhanges untersuchte, wurde von 1965 bis 1968 vorwiegend am nach Norden exponierten Steilhang

gefangen. Dieser weist gegenüber dem Südhang eine stark verkürzte Sonnendauer auf, da die Sonne im Winterhalbjahr nicht über die Bergkette gelangt. Im Sommer erreichen die Sonnenstrahlen erst im Laufe des Vormittags diesen Fangplatz. Schnee liegt im Frühjahr 3-4 Wochen länger als am Südhang. Die Vegetation ist ein typischer subalpiner Fichtenwald (*Piceetum subalpinum*) mit Heidelbeerstaude (*Vaccinium myrtillus*), Moosen und Farnen. Die Bodennähe zeichnet sich durch grosse Feuchtigkeit aus.

5. MORPHOLOGISCHER VERGLEICH DER AUSGEWACHSENEN ROETELMAEUSE

In die Auswertung wurden nur die ausgewachsenen Tiere der Altersklassen IV + V einbezogen. Damit werden von allen Fangorten gleich alte Tiere verglichen und der Fehler wird vermieden, der durch ungleiche Altersverteilung bei Berücksichtigung aller gefangenen Tiere entsteht. Ausserdem wird die Variationsbreite eingeschränkt, so dass die Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen deutlicher erfasst werden. Zwischen den Geschlechtern bestehen geringe Unterschiede, die in einer besonderen Analyse Verschiedenheiten in Körper- und Schädelproportionen zwischen männlichen und weiblichen Tieren ergeben können, wie es WASILEWSKI (1952) und HAITLINGER (1965) gefunden haben. Für die Gegenüberstellung der Populationen in den Einzelmerkmalen sind sie eher bedeutungslos; deshalb wurden beide Geschlechter zusammengefasst. In der Tabelle 1 sind die arithmetischen Mittel und die Streuungen der Mittelwerte für jedes gemessene Merkmal aufgeführt. Um zu prüfen, wie weit sich die Stichproben der 6 Populationen voneinander unterscheiden, wurde eine Varianzanalyse vorgenommen und anschliessend die Mittelwertsdifferenzen zwischen den Stichproben mit dem „multiple-range-test“ von DUNCAN geprüft. Das rechnerische Vorgehen erfolgte nach den Ausführungen von WEBER (1964). Die Mittelwertsdifferenzen wurden nach der Formel $(\bar{x}_1 - \bar{x}_2) \sqrt{\frac{2 n_1 n_2}{n_1 + n_2}} = d$ berechnet,

wobei \bar{x}_1 den Mittelwert der Stichprobe des Fangortes 1, \bar{x}_2 den Mittelwert der Stichprobe des Fangortes 2 und n_1, n_2 die Grösse der Stichproben 1 und 2 darstellen. Die erhaltenen Differenzwerte d für jede Stichprobenkombination sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Sie müssen mit den entsprechenden signifikanten Variationsbreiten verglichen werden, die aus Tabellenwerten in WEBER (1964) errechnet wurden. Die Differenz zwischen 2 Mittelwerten gilt als signifikant, wenn sie die signifikanten Variationsbreiten übersteigen. Gesicherte Differenzwerte sind in Tabelle 2 kursiv gedruckt.

Nur in einem einzigen der 28 geprüften Merkmale ist die Mittelwertsdifferenz in keiner der 15 Stichprobenkombinationen signifikant. Es ist die Länge des

TABELLE 1

Arithmetische Mittel von 28 Merkmalen bei Rötelmäusen der Altersklassen IV und V. Gewichte in Gramm, Längen in Millimetern.
 n = Anzahl untersuchter Tiere, \bar{x} = Arithmetisches Mittel, $s_{\bar{x}}$ = mittlerer Fehler des Arithmetischen Mittels.

	Aegert			Uetliberg			Unterägeri			Pfaffensprung			Wasson			Göscheneralp		
	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$
Gew	17	26,54	0,85	29	23,96	0,62	26	25,84	0,63	18	29,79	0,60	11	30,24	0,75	15	30,03	0,81
Gew.o.V.	19	19,31	0,41	32	19,01	0,41	27	18,89	0,50	21	22,43	0,71	13	22,17	0,55	21	21,92	0,48
KR	19	96,16	1,37	32	94,97	0,78	27	95,85	0,72	21	102,33	0,98	13	101,31	1,15	28	101,36	0,99
S	18	56,17	0,98	32	55,97	0,59	25	57,00	0,70	21	63,05	0,88	13	61,85	1,05	28	61,07	0,81
H	19	18,26	0,14	32	18,41	0,11	21	18,52	0,11	21	19,29	0,13	13	18,77	0,19	28	18,84	0,10
O	19	12,11	0,18	32	12,22	0,09	27	12,56	0,14	19	13,26	0,19	13	13,00	0,22	28	13,09	0,17
Ch	18	24,23	0,17	32	24,66	0,10	26	24,26	0,13	20	25,40	0,15	13	25,09	0,17	23	25,16	0,12
Gsl	18	24,44	0,14	32	24,87	0,09	25	24,53	0,12	19	25,53	0,16	13	25,38	0,14	22	25,36	0,13
Bl	18	22,96	0,17	32	23,19	0,11	26	22,85	0,13	20	23,94	0,16	13	23,52	0,21	22	23,74	0,12
Sb	17	11,45	0,06	32	11,68	0,06	25	11,66	0,06	21	11,96	0,07	12	11,89	0,08	25	11,88	0,05
Nl	19	7,03	0,10	31	7,20	0,07	27	7,22	0,06	21	7,52	0,06	13	7,36	0,07	28	7,54	0,06
D	19	6,84	0,07	32	7,21	0,04	27	7,10	0,06	21	7,37	0,07	13	7,42	0,05	28	7,41	0,06
F	18	9,28	0,10	32	9,70	0,06	24	9,45	0,08	18	9,74	0,10	12	9,81	0,08	23	9,66	0,07
P	18	4,15	0,08	32	4,06	0,06	26	4,04	0,06	18	4,47	0,08	11	4,44	0,12	25	4,45	0,07
Ip	17	3,54	0,06	32	3,50	0,07	26	3,52	0,07	13	3,58	0,07	13	3,52	0,08	24	3,51	0,06
Mrl	19	5,73	0,06	32	5,50	0,05	27	5,61	0,04	21	5,89	0,04	13	5,83	0,03	28	5,81	0,05
Ibs	17	13,56	0,07	32	13,76	0,07	26	13,69	0,06	19	14,15	0,08	11	13,97	0,09	25	14,05	0,05
Ibz	16	13,38	0,06	32	13,45	0,07	21	13,45	0,07	16	14,14	0,08	11	13,82	0,10	23	13,91	0,05
Io	18	3,90	0,03	32	3,96	0,02	26	3,85	0,03	20	4,06	0,03	12	4,12	0,04	22	4,02	0,04
GhB	17	9,21	0,05	32	9,22	0,05	27	9,14	0,05	21	9,53	0,03	13	9,32	0,07	27	9,29	0,05
GzB	17	7,33	0,06	32	7,30	0,04	26	7,19	0,05	21	7,59	0,03	13	7,35	0,07	27	7,34	0,04
Ga	19	6,11	0,04	32	6,27	0,04	27	6,16	0,04	21	6,33	0,05	13	6,28	0,06	28	6,19	0,03
Rv	19	3,46	0,03	32	3,57	0,03	27	3,46	0,03	21	3,53	0,04	13	3,63	0,05	28	3,62	0,03
Rh	19	4,76	0,05	32	4,93	0,04	27	4,85	0,04	20	5,27	0,05	13	4,90	0,04	27	5,09	0,05
BMa	17	10,36	0,07	32	10,68	0,06	24	10,41	0,07	18	10,89	0,06	12	10,67	0,09	25	10,70	0,06
Gspl	19	4,68	0,05	32	4,97	0,04	27	4,80	0,05	21	4,84	0,06	13	4,95	0,07	28	4,99	0,05
Ukh	19	6,49	0,06	32	6,66	0,05	26	6,57	0,05	21	7,06	0,07	13	6,92	0,04	28	6,95	0,06
Ukl	19	10,86	0,06	32	11,03	0,05	27	10,92	0,05	21	11,37	0,08	13	11,10	0,06	28	11,17	0,05

TABELLE 2

Mittelwertsdifferenzen der 15 Stichprobenkombinationen in 25 Merkmalen. Kursiv gedruckte Werte sind signifikant.
 1 = Aegert, 2 = Uetliberg, 3 = Unterägeri, 4 = Pfaffensprung, 5 = Wassen, 6 = Göschenentalp.

Stichproben- vergleich:	6-5	6-4	6-3	6-2	6-1	5-4	5-3	5-2	5-1	4-3	4-2	4-1	3-2	3-1	2-1
Gew	0,75	0,97	18,27	26,99	13,93	1,66	17,30	25,08	13,52	18,22	27,48	13,59	9,84	3,17	11,94
Gew.o. V.	1,00	2,34	14,73	14,65	11,66	1,04	13,74	13,58	11,24	17,20	17,22	13,93	9,84	1,98	1,62
KR	0,21	4,65	28,89	34,92	24,74	4,09	22,87	27,26	20,23	31,49	37,06	27,56	4,76	1,46	5,81
S	3,29	9,49	20,92	27,87	22,94	4,81	20,06	25,28	22,07	28,90	35,65	30,29	5,46	3,80	0,96
H	0,29	2,16	1,68	2,35	2,76	2,08	1,05	1,55	2,00	3,74	4,43	4,60	0,60	1,23	0,73
O	0,38	0,81	2,78	4,75	4,66	1,02	1,84	3,35	3,50	3,31	5,08	5,01	1,84	2,12	0,54
Cb	0,29	1,11	3,95	2,59	4,18	1,23	3,46	1,85	3,34	5,42	3,67	5,09	2,14	0,14	2,06
Gsl	0,08	0,77	4,01	2,50	4,09	0,59	3,51	2,19	3,65	4,52	3,22	4,69	1,80	0,41	2,06
Bl	0,89	0,92	4,34	2,81	3,47	1,67	2,79	1,42	2,18	5,18	3,72	4,38	1,82	0,51	1,10
Sb	0,04	0,38	1,10	1,06	1,93	0,33	1,15	0,88	1,65	1,43	1,41	2,21	0,11	0,94	1,21
Nl	0,76	0,10	1,68	1,84	2,43	0,64	0,59	0,68	1,30	1,46	1,60	2,19	0,86	0,90	0,83
D	0,04	0,19	1,63	1,09	2,71	0,20	1,34	0,90	2,28	1,31	0,81	2,37	0,54	1,23	1,81
F	0,60	0,36	1,02	0,21	1,71	0,27	1,44	0,46	2,01	1,32	0,19	1,95	1,30	0,77	2,02
P	0,04	0,09	2,07	2,07	1,37	0,11	1,57	1,54	1,07	1,98	1,97	1,36	0,11	0,51	0,43
Ip	0,04	0,33	0,05	0,05	0,13	0,24	0,00	0,09	0,08	0,29	0,40	0,17	0,11	0,09	0,21
Mrl	0,08	0,38	1,05	1,69	0,38	0,24	0,92	1,42	0,39	1,36	1,96	0,71	0,60	0,57	1,12
Ibs	0,31	0,45	1,82	1,54	2,20	0,67	1,10	0,85	1,50	2,16	1,90	2,50	0,37	0,59	1,06
Ibz	0,35	1,00	2,16	2,38	2,30	1,16	1,41	1,50	1,59	2,94	3,19	3,04	0,00	0,30	0,32
Io	0,39	0,18	0,89	0,31	0,53	0,23	1,09	0,67	0,83	1,04	0,50	0,70	0,59	0,23	0,29
GhB	0,13	1,17	0,78	0,38	0,37	0,84	0,75	0,43	0,42	1,90	1,56	1,39	0,43	0,32	0,05
GzB	0,04	1,22	0,77	0,22	0,05	0,96	0,67	0,21	0,08	1,93	1,46	1,13	0,59	0,63	0,16
Rv	0,04	0,43	0,84	0,27	0,76	0,40	0,71	0,26	0,67	0,34	0,20	0,31	0,60	0,00	0,54
Rh	0,80	0,86	1,25	0,87	1,56	1,47	0,42	0,13	0,55	2,01	1,69	2,25	0,43	0,42	0,83
Ga	0,38	0,67	0,16	0,44	0,38	0,20	0,50	0,04	0,67	0,83	0,30	0,98	0,60	0,24	0,78
Bma	0,12	0,87	1,43	0,11	1,53	0,83	1,04	0,04	1,16	2,18	1,01	2,22	1,40	0,22	1,69
Gspl	0,17	0,72	1,00	0,11	1,47	0,36	0,63	0,09	1,06	0,19	0,65	0,71	0,92	0,57	1,42
Ukh	0,13	0,53	1,97	1,58	2,19	0,56	1,46	1,12	1,69	2,36	2,01	2,55	0,48	0,37	0,83
Ukl	0,29	0,96	1,31	0,77	1,47	1,08	0,75	0,30	0,94	2,19	1,71	2,28	0,60	0,28	0,83

Interpartietale. In allen anderen Merkmalen sind die Mittelwertsdifferenzen in mindestens 5 Stichprobenkombinationen gesichert. Zwischen den Stichproben Göscheneralp und Wassen (Tabelle 2, Kolonne 6-5) besteht nur in einem einzigen Merkmal eine signifikante Differenz der Mittelwerte. Die beiden Populationen sind einander in bezug auf die gemessenen Merkmale besonders ähnlich. Ebenfalls ähnlich sind die Populationen Unterägeri und Aegert (Kolonne 3-1). Dagegen

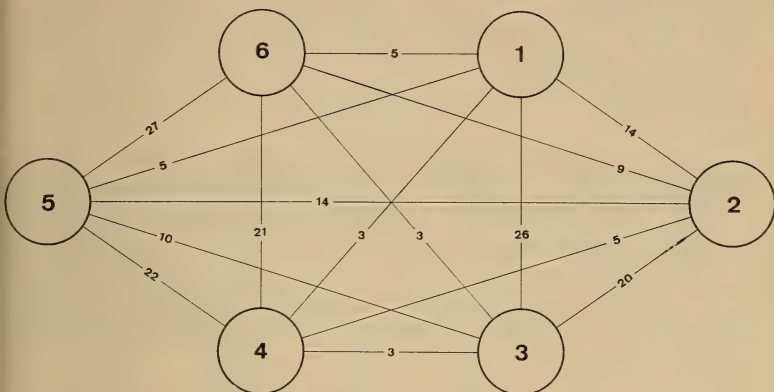


ABB. 5.

Ergebnisse des DUNCAN-Tests. Die kleinen Zahlen geben die Anzahl der Merkmale an, in denen die Mittelwertsdifferenz zwischen den beiden Stichproben nicht gesichert ist. Die grossen Zahlen bezeichnen die Stichproben:

- | | |
|----------------|-------------------|
| 1 = Aegert | 4 = Pfaffensprung |
| 2 = Uetliberg | 5 = Wassen |
| 3 = Unterägeri | 6 = Göscheneralp |

hat die Population Pfaffensprung gegenüber den Populationen Unterägeri und Aegert (Kolonnen 4-1 und 4-3) nur je drei Merkmale ohne gesicherten Unterschied.

In der graphischen Darstellung der Abbildung 5 kommen diese Beziehungen zwischen den Populationen zum Ausdruck. Die Zahlen geben an, in wievielen Merkmalen zwischen den betreffenden zwei Populationen keine gesicherten Mittelwertsdifferenzen gefunden wurden; das heisst in wievielen Merkmalen die beiden Stichproben die gleichen Grössen erreichen. Die Populationen Göscheneralp, Wassen und Pfaffensprung zeigen untereinander wenig Unterschiede, ebenso sind sich Uetliberg, Unterägeri und Aegert ähnlich. Zwischen den beiden Gruppen scheint eine grössere morphologische Verschiedenheit zu bestehen. Zur besseren Erfassung der morphologischen Aehnlichkeit wurde ein zweites Verfahren angewandt, das in der numerischen Taxonomie verwendet

wird. Die numerischen Methoden sind bei SOKAL und SNEATH (1963) dargelegt. Die drei Merkmale Gew, GSI und Ip wurden weggelassen, da die ersten beiden durch Gew.o.V. und Cb vertreten sind und Ip im DUNCAN-Test keine Unterschiede zwischen den Populationen ergeben hat.

Es wurde folgendes Vorgehen gewählt: Ausgangspunkt sind nicht mehr die gemessenen Einzelwerte, sondern die für jede Stichprobe und jedes Merkmal erhaltenen Mittelwerte. Diese sollen zu einem Gesamtwert für jedes Muster addiert werden. Dazu werden sie standardisiert, indem die Differenz jedes Mittelwertes zum Gesamtmittel aus allen Stichprobenmittel durch deren Standardabweichung dividiert wird:

$$x'_{ij} = \frac{x_{ij} - \bar{x}_i}{s_i} + 5.$$

x'_{ij} ist der standardisierte Wert des Merkmals i der Stichprobe j , x_{ij} das errechnete Mittel des Merkmals i der Stichprobe j , \bar{x}_i das arithmetische Mittel des Merkmals i von allen Stichprobenmitteln und s_i ist die Standardabweichung der Stichprobenwerte. Für die standardisierten Werte ist das arithmetische Mittel jedes Merkmals 0 und die Standardabweichung 1. Um alle Werte positiv zu machen, wird zu jedem erhaltenen Wert eine Konstante 5 addiert. Die Ähnlichkeit zwischen 2 Stichproben wird durch die taxonomische Distanz ausgedrückt. Diese wird errechnet nach der Formel

$$d_{jk} = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n x_{ij}^2 + \sum_{i=1}^n x_{ik}^2 - 2 \sum_{i=1}^n x_{ij}x_{ik}}{n}}$$

d_{jk} ist die taxonomische Distanz zwischen den Stichproben j und k , x_{ij} ist der standardisierte Wert des Merkmals i der Stichprobe j , x_{ik} ist der standardisierte Wert des Merkmals i der Stichprobe k und n ist die Zahl der Merkmale.

Die so errechneten Distanzwerte sind ein Mass für den morphologischen Unterschied zweier Stichproben. Durch Komplementierung der Werte auf zehn erhalten wir Zahlen, die den Ähnlichkeitsgrad in bezug auf die untersuchten Merkmale ausdrücken (Tabelle 3, Matrix 1). Die Werte der Matrix 1 geben die Ähnlichkeit jeweils zweier Stichproben an. Mit Hilfe einer Schwarmanalyse werden die Stichproben der Ähnlichkeit nach gruppiert. Dazu müssen schrittweise die zwei Gruppen mit dem höchsten Ähnlichkeitswert zusammengefasst werden. In Matrix 1 der Tabelle 3 ist der höchste Wert 9,53 zwischen den Stichproben Wassen und Göscheneralp. Diese beiden Muster werden zusammengefasst zur Gruppe A und die neuen Ähnlichkeitswerte zwischen A und den übrigen Stichproben aus den Einzelwerten gemittelt (Matrix 2). Als nächstes werden wieder die beiden Stichproben mit dem höchsten Wert zusammengekommen, es sind dies Unterägeri und Aegert mit 9,35, die zur Gruppe B vereinigt werden (Matrix 3). Dieses Verfahren wird wiederholt, bis alle Werte den 2 Gruppen A'

und B' zugeordnet sind (Matrix 5). Die Ergebnisse der Schwarmanalyse sind in einem Phänogramm Abbildung 6 graphisch dargestellt. Die Höhe der waagrechten Striche gibt an, welchen Ähnlichkeitsgrad die beiden Gruppen aufweisen, die durch den Strich verbunden sind.

Das Ergebnis zeigt, dass die Populationen Göscheneralp und Wassen in bezug auf Körpergrösse und Schädelmasse sehr ähnlich sind. Die Rötelmäuse

TABELLE 3

Schwarmanalyse der auf 10 komplementierten taxonomischen Distanzwerte.

Matrix 1 :					
	Unterägeri	Uetliberg	Pfaffensprung	Wassen	Göscheneralp
Aegert	9,35	8,89	7,75	8,26	8,22
Uetliberg		9,22	7,96	8,51	8,51
Unterägeri			8,24	8,83	8,77
Pfaffensprung				9,03	9,10
Wassen					9,53

Matrix 2 :					
	Unterägeri	Uetliberg	Pfaffensprung	A	
Aegert	9,35	8,89	7,75	8,24	
Unterägeri		9,22	7,96	8,51	
Uetliberg			8,24	8,80	
Pfaffensprung				9,07	
A = Göscheneralp + Wassen					

Matrix 3 :					
	Uetliberg	Pfaffensprung	A		
B	9,06	7,86	8,38		
Uetliberg		8,24	8,80		
Pfaffensprung			9,07		
B = Aegert + Unterägeri					

Matrix 4 :					
	Uetliberg	A'			
B	9,06	8,12			
Uetliberg		8,52			
A' = A + Pfaffensprung					

Matrix 5 :					
	A'				
B'	8,32				
B' = B + Uetliberg					

vom Fangort Pfaffensprung haben noch grosse Beziehung zu diesen beiden Populationen. Andererseits ähneln sich die Populationen Aegert und Unterägeri. Die Tiere vom Uetliberg stehen diesen beiden Gruppen nahe. Die Unterschiede zwischen Pfaffensprung, Wassen, Göscheneralp gegenüber Aegert, Unterägeri, Uetliberg sind dagegen bedeutend grösser. Ergänzend kann hinzugefügt werden,

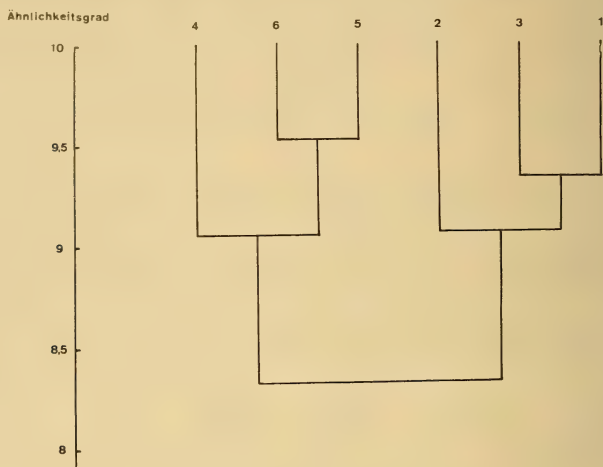


ABB. 6.

Gruppierung der Stichproben nach phänetischem Aehnlichkeitsgrad auf Grund der Ergebnisse der Schwarmanalyse.

- | | |
|----------------|-------------------|
| 1 = Aegert | 4 = Pfaffensprung |
| 2 = Uetliberg | 5 = Wassen |
| 3 = Unterägeri | 6 = Göscheneralp |

dass diese Ergebnisse übereinstimmen mit der Färbung. Die Rötelmäuse der Fangorte Pfaffensprung, Wassen, Göscheneralp weisen eine dunkle, braunrote Rückenfärbung auf, die Tiere von Aegert, Uetliberg, Unterägeri sind heller rot.

Im Phänogramm Abbildung 6 ist die horizontale Reihenfolge der Stichproben entsprechend dem Gesamtwert angeordnet. Die Rötelmäuse vom Pfaffensprung haben die grössten Dimensionen, die Tiere von Aegert die kleinsten Ausmasse. Die Anordnung der Stichproben von den grössten zu den kleinsten Gesamtgrössenwerten ergibt die Reihe: Pfaffensprung 800 m—Göscheneralp 1700 m—Wassen 1200 m—Uetliberg 600 m—Unterägeri 800 m—Aegert 400 m. Die morphologischen Aenderungen verlaufen nicht parallel zur Höhe.

6. EINFLUSS VON KLIMAFAKTOREN AUF DIE MORPHOLOGIE

Ein Vergleich der Klimaverhältnisse an den 6 Fangorten soll aufdecken, ob sich in der Morphologie der Rötelmäuse ein Klimaeinfluss bemerkbar macht. Von den Fangplätzen selbst standen keine Daten für Niederschläge und Temperatur zur Verfügung. Es wurden daher die Angaben von den nächstgelegenen meteorologischen Stationen genommen. Bei der Auswahl der Wetterstationen wurde darauf geachtet, dass sie in Höhe und Hanglage den Fangplätzen möglichst entsprachen. Die Angaben für die Temperaturen und Niederschläge in Tabellen 4 und 5 stammen von SCHUEPP (1959) und UTTINGER (1964). Es handelt sich um mehrjährige Mittelwerte. Aus den beiden Tabellen ergeben sich für die Fangorte folgende klimatische Beziehungen: Aegert, Uetliberg und Pfaffensprung haben Temperaturjahresmittel von 7,5—8,0° C und jährliche Niederschlagsmittel von

TABELLE 4

*Mittlere Jahrestemperaturen von Meteorologischen Stationen
in der Nähe der Fangorte nach SCHUEPP (1959).*

Fangort		Meteorologische Station		Temperatur- jahresmittel
Aegert	435 m	Kloten	431 m	7,9° C
Uetliberg	630 m	Meteorol. Zentralanst. Zch.	569 m	7,6° C
Unterägeri	840 m	Einsiedeln	914 m	6,3° C
Pfaffensprung	840 m	Wassen	850 m	7,5° C
Wassen	1240 m	Göschenen	1125 m	5,9° C
Göscheneralp	1700 m	Mittel von Andermatt und Gütsch	1400 m 2200 m	1,2° C

TABELLE 5

*Mittlere Jahresniederschläge von Meteorologischen Stationen
in der Nähe der Fangorte nach UTTINGER (1965).*

Fangort		Meteorologische Station		Niederschlags- jahresmittel
Aegert	435 m	Dübendorf	435 m	1050 mm
Uetliberg	630 m	Waldegg	625 m	1175 mm
Unterägeri	840 m	Unterägeri	742 m	1571 mm
Pfaffensprung	840 m	Gurtneilen	739 m	1184 mm
Wassen	1240 m	Färnigen	1460 m	1580 mm
Göscheneralp	1700 m	Gletsch	1760 m	1695 mm

1000—1200 mm. Für Unterägeri und Wassen betragen die Jahresmittel 5,9—6,3° C und 1500—1700 mm Niederschlag. Gleich gross ist die Jahresniederschlagsmenge auf der Göschenalp, aber die mittlere Jahrestemperatur von ca 1° C ist bedeutend tiefer. Würden sich in der Morphologie von Schädel und Körper die Klimaverhältnisse widerspiegeln, so müssten sich die Tiere von Aegert, Uetliberg und Pfaffensprung gleichen, die Rötelmäuse von Unterägeri sollten denen von Wassen ähnlich sein und die Rötelmäuse von der Göschenalp hätten morphologisch eine Sonderstellung inne. Ein Vergleich mit den Abbildungen 5 und 6 zeigt, dass diese Beziehungen zwischen Klima und Gesamtmorphologie nicht bestehen. Rötelmäuse leben im Wald und die meiste Zeit in Gängen unter der Erdoberfläche. Der Einfluss des Klimas auf die Morphologie kann daher erst erfasst werden, wenn die mikroklimatischen Bedingungen des Fangplatzes bekannt sind. Diese können im gleichen Gebiet auf kurze Distanzen nach Lage und Steilheit des Hanges, Vegetationsstruktur und Bodenbeschaffenheit verschieden sein. Indirekt lässt sich auf die Wirkung von mikroklimatischen Faktoren aus dem Vergleich der Populationen vom Süd- und Nordhang der Göschenalp schliessen. Das Göschenalpental verläuft in West-Ostrichtung und weist zu beiden Seiten steile Berghänge auf. Der nach Süden gerichtete Hang ist starker Sonnenbestrahlung ausgesetzt. In den Monaten März und April kann bei längeren Schönwetterperioden der Schnee wegschmelzen. Meistens folgen der frühen Schneeschmelze neue Schneefälle. In der schneefreien Zeit des Vorfrühlings wirken sich Frost und Tauwetter bis auf den Boden aus. Am Nordhang bleibt der Schnee bis Ende Mai/Anfang Juni liegen und schmilzt nur allmählich infolge der hohen Temperaturen. Die Sonneneinwirkung beträgt auch im Sommer nur wenige Stunden. An schönen Sommertagen wird es am Südhang heiss, während der Nordhang dauernd kühl und feucht bleibt.

Für die Untersuchungen von 1963 wurden Tiere am Südhang gefangen. Die Rötelmäuse aus den Jahren 1965—1967 stammen hauptsächlich vom Nordhang. Die beiden Fangplätze sind in der Luftlinie 2,5 km voneinander entfernt und liegen beide auf 1700 m über Meer. Die Talsohle auf 1500 m wird von einem breiten, felsigen Bachbett durchzogen. Eine Wanderung der Rötelmäuse von einem Hang zum gegenüberliegenden kann ausgeschlossen werden. Der Vergleich der alten Tiere vom Nordhang und Südhang in Tabelle 6 ergibt gesicherte Unterschiede in 13 von 25 geprüften Merkmalen. Dabei haben mit Ausnahme der Ohrlänge die Tiere vom Nordhang die grösseren Werte. Am kühlen, feuchten und sonnenarmen Hang erreichen die Rötelmäuse grössere Ausmasse als am sonnigen, trockenen Südhang. Feuchte Wälder stellen das optimale Biotop der Rötelmaus dar. Berücksichtigen wir für die Untersuchung des mikroklimatischen Einflusses auf die Morphologie der Rötelmäuse auch die Tiere der beiden anderen alpinen Fangorte, Wassen und Pfaffensprung, so erhalten wir zum Einfluss der Exposition des Fangplatzes noch die Wirkung der Höhenlage. Der Fangplatz

Wassen hat eine extreme Südlage wie der Südhang der Göscheneralp, liegt aber 500 m tiefer. Die Tiere bei Pfaffensprung wurden an einem Westhang gefangen. Dieser Ort ist kühl und feucht. Er liegt tief im Tal, so dass die Sonneneinstrahlung gering ist. Mikroklimatisch bestehen ähnliche Verhältnisse wie am Nordhang

TABELLE 6

Arithmetische Mittel von 25 Körper- und Schädelmerkmalen von Rötelmäusen der Altersklassen IV und V am Südhang und am Nordhang auf der Göscheneralp. n = Anzahl untersuchter Tiere, \bar{x} = Arithmetisches Mittel, $s_{\bar{x}}$ = mittlerer Fehler des Arithmetischen Mittels.

Merkmal	Göscheneralp Südhang			Göscheneralp Nordhang			T-Test
	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	
Gew.o.V.	40	21,64	0,34	24	22,46	0,48	nicht gesichert
KR	47	101,43	0,64	24	101,17	1,04	" "
S	50	59,32	0,69	24	62,58	0,93	$p < 0,01$
H	50	18,55	0,09	24	18,92	0,12	$p < 0,025$
O	50	14,13	0,14	24	13,29	0,17	$p < 0,01$
Cb	28	24,85	0,12	17	25,16	0,16	nicht gesichert
Sb	36	11,69	0,05	18	11,91	0,07	$p < 0,025$
D	48	7,27	0,04	19	7,49	0,07	$p < 0,01$
Mrl	50	5,80	0,03	19	5,75	0,06	nicht gesichert
Jbs	41	13,82	0,06	17	14,02	0,06	$p < 0,05$
GhB	38	9,22	0,04	19	9,35	0,05	nicht gesichert
Bl	27	23,54	0,12	17	23,75	0,15	" "
Nl	50	7,47	0,05	19	7,55	0,07	" "
F	36	9,48	0,07	16	9,64	0,10	" "
P	37	4,31	0,05	18	4,51	0,08	$p < 0,05$
Jbz	24	13,78	0,06	17	13,91	0,06	nicht gesichert
Io	41	3,99	0,02	15	4,02	0,04	" "
GzB	38	7,22	0,04	19	7,41	0,05	$p < 0,01$
Ga	49	6,04	0,03	19	6,26	0,03	$p < 0,001$
Rv	49	3,48	0,02	19	3,63	0,02	$p < 0,001$
Rh	46	4,93	0,04	18	5,13	0,04	$p < 0,005$
BMa	37	10,70	0,05	18	10,67	0,07	nicht gesichert
Gspl	47	4,84	0,04	19	5,04	0,06	$p < 0,005$
Ukh	46	6,86	0,03	19	6,91	0,08	nicht gesichert
Ukl	49	10,93	0,04	19	11,15	0,06	$p < 0,01$

der Göscheneralp. Die Temperaturen liegen aber höher infolge der tiefen Lage von 850 m ü. M. Die morphologischen Unterschiede zwischen den Populationen Pfaffensprung, Wassen und Göscheneralp sind gering und nur in wenigen Merkmalen gesichert (Tabellen 1 und 2). Trotzdem zeigen sich gesamthaft in den 25 Merkmalen deutliche Tendenzen. Zur Erfassung der durchschnittlichen Grösse der Tiere einer Population unter Berücksichtigung aller Merkmale wurden die Mittelwerte der Merkmale standardisiert nach der Formel in Kapitel 5. Die Summe der standardisierten Mittelwerte aller 25 Merkmale ergibt den mittleren

Gesamtgrössenwert einer Population. Dieser beträgt für die Rötelmäuse von Pfaffensprung 146,5, von Wassen 122,4, von Göscheneralp Südhang 102,2 und von Göscheneralp Nordhang 129,5. Die Werte bilden mit zunehmender Grösse die Reihe Südhang Göscheneralp—Südhang Wassen—Nordhang Göscheneralp—Westhang Pfaffensprung. Die Differenzen der Gesamtgrössenwerte zwischen den

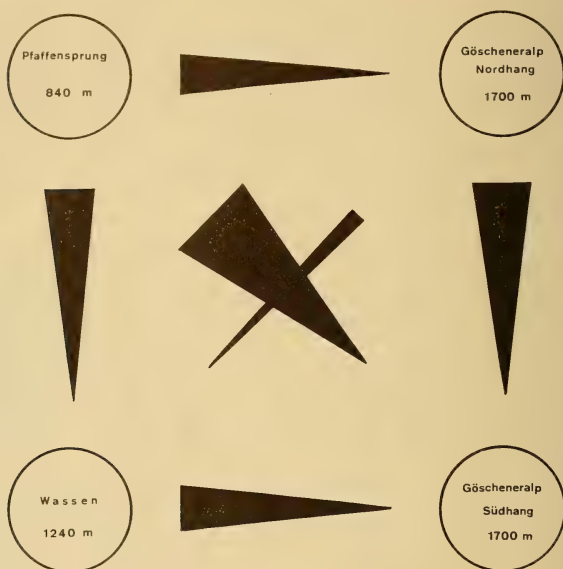


ABB. 7.

Beziehungen zwischen den alpinen Populationen auf Grund der Gesamtgrössenwerte. Die Pfeile sind auf die Population mit dem kleineren Grössenwert gerichtet. Die Breite der Pfeilbasis drückt die Differenz in den Grössenwerten zwischen den Populationen aus.

Populationen sind in Abbildung 7 graphisch dargestellt. Die Richtung der Pfeile verläuft von der Population mit dem grösseren Gesamtwert zur Population mit dem kleineren Wert. Die Grösse der Differenz wird durch die Breite der Pfeilbasis ausgedrückt. Rötelmäuse der feuchten und sonnenarmen Nord- und Westhänge bei Pfaffensprung und auf der Göscheneralp sind grösser als die Tiere von den Südhängen bei Wassen und auf der Göscheneralp. In bezug auf die Höhe sind die Tiere vom Nordhang der Göscheneralp (1700 m) kleiner als jene vom Pfaffensprung (840 m), und die Mäuse vom Göscheneralp-Südhang (1700 m) sind kleiner als die von Wassen (1240 m). Die Grösse nimmt also mit zunehmender Höhe ab.

Die Tabellen von ZEJDA (1955) zeigen, dass auch die Rötelmäuse der Hohen Tatra in Höhen über 1500 m eine etwas geringere Condylolbasallänge, Schädelhöhe und Schädelbreite haben als die Tiere unter 1500 m. Interessant ist die Beziehung zwischen den Stichproben Göscheneralp-Nordhang und Wassen. Wegen der Höhe sollten die Tiere vom Nordhang der Göscheneralp kleiner sein. Da sie aber an einem feuchten Ort leben, der sich auf die Grösse positiv auswirkt, wird der negative Höheneffekt aufgehoben. Es ergibt sich gesamthaft ein kleiner Grössenvorteil gegenüber den Rötelmäusen von Wassen.

Für die Rötelmäuse des Mittellandes und der Voralpen lassen sich keine Beziehungen zwischen der Morphologie der Tiere und der Höhe oder der klimatischen Besonderheit des Fangplatzes feststellen. Allerdings sind die Höhenunterschiede zwischen den Fangorten Aegert, Uetliberg und Unterägeri klein, und in den klimatischen Verhältnissen besteht kein so auffälliger Unterschied wie zwischen den alpinen Fangorten. Die Biotope bei Unterägeri und Pfaffensprung gleichen sich, so dass Tiere ähnlicher Grösse zu erwarten wären. Aus Tabelle 1 und Abbildung 6 ist aber ersichtlich, dass die Rötelmäuse von Unterägeri bedeutend kleinere Ausmasse erreichen als diejenigen von Pfaffensprung und grössenmässig den Tieren von Uetliberg und Aegert gleichen. Dies bedeutet, dass zwischen den Rötelmäusen der Alpen und denen der Voralpen und des Mittellandes ein grundsätzlicher morphologischer Unterschied besteht, der nicht klimatisch begründet ist. Es ist möglich, dass ein Zusammenhang zwischen der Bodenbeschaffenheit und der Morphologie der Rötelmäuse besteht. An den alpinen Fangorten ist die Humusschicht dünn. Darunter liegen grosse Felsbrocken, zwischen denen Spalten tief in den Boden hineinreichen. Die Rötelmäuse sind in ihren unterirdischen Bewegungen ungehindert. Ohne Graben, was bei dem felsigen Untergrund aus Urgestein unmöglich wäre, können sie ihren Aktivitätsbereich in den Boden ausdehnen. Die Fangorte Aegert, Uetliberg und Unterägeri haben einen Boden aus kompakter Erde, der die Mäuse beim Anlegen der Gänge zu Gräbtätigkeit zwingt.

7. DAUER DER FORTPFLANZUNGSPERIODE

Dauer und Ausmass der Fortpflanzung wurde durch Feststellung der geschlechtlichen Aktivität bei Männchen und Weibchen, der Wurfgrösse und der Wurfzahl ermittelt.

Aus den Abb. 8—11 ist die Zahl der geschlechtsaktiven und geschlechtsinaktiven Weibchen in den verschiedenen Monaten ersichtlich. Am Südhang der Göscheneralp (Abb. 8) ging am 3. Mai 1966 ein trächtiges, am 19. Mai 1968 ein säugendes Weibchen in die Falle. Ueberwinterte Weibchen können demnach Mitte April erstmals trächtig werden. An diesen frühen Trächtigkeiten scheinen

nicht zugänglich. In den Fängen des Monats Juni traten keine Jungtiere auf, die Weibchen waren erstmals trächtig oder säugend. Anzeichen für Würfe im März oder April fehlen. Der Fortpflanzungsbeginn fällt auf Mitte Mai. Am 24. und 25. August wurde je ein säugendes Weibchen gefangen. Im September fingen sich keine alten Weibchen. Die Jungen waren alle geschlechtlich inaktiv. Unter

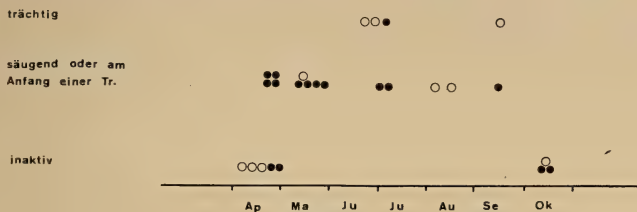


ABB. 10.

Aktivitätszustand der weiblichen Geschlechtsorgane in den Populationen Aegert ○ und Unterägeri ●.

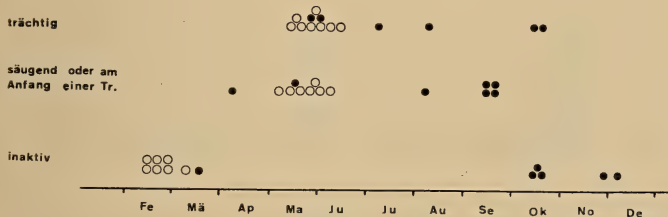


ABB. 11.

Aktivitätszustand der weiblichen Geschlechtsorgane in den Populationen Uetliberg ○ und Adlisberg ●.

8 Jungtieren des Monats Oktober war keines im September geboren worden. Am Nordhang dauert die Fortpflanzungszeit von Mitte Mai bis Ende August. In der Hohen Tatra beginnen die Rötelmäuse in Höhen über 1500 m ebenfalls Mitte Mai mit der Fortpflanzung (ZEJDA 1955). PRYCHODKO (1951) gibt als Beginn der Hauptfortpflanzungszeit im Königsseegebiet (1400 m—1600 m) Anfang Juni an.

In den Populationen Wassen und Pfaffensprung nimmt die Fortpflanzung einen ähnlichen Verlauf (Abb. 9). Mitte Mai hatten 3 Weibchen Zeichen beginnender Trächtigkeiten, eines war trächtig. Der Beginn der Fortpflanzung fällt auf Anfang Mai. Mitte September trugen 2 Weibchen noch Feten, eines säugte und drei waren geschlechtlich inaktiv. Im Oktober zeigte kein Weibchen mehr

Geschlechtsaktivität. Die Zeitspanne der Fortpflanzung reicht in diesen Populationen von Anfang Mai bis Ende September. Die Abbildung 10 ergibt für die Rötelmäuse von Aegert und Unterägeri übereinstimmende Fortpflanzungszeiten. Vier Weibchen, die vom 21.—23. April in Unterägeri gefangen wurden, standen am Anfang einer Trächtigkeit. Im September sind die Weibchen noch trächtig oder säugend, im Oktober nicht mehr. Für diese beiden Fangorte dauert die Fortpflanzung von Mitte April bis Ende September.

Von der Population Uetliberg liegen Angaben von Frühjahr bis Sommer 1966 vor (Abb. 11). Im Februar und März waren alle Weibchen geschlechtlich

TABELLE 7

Beziehung zwischen Hodenlänge und Spermienbildung bei Rötelmäusen der Altersklassen II bis V. Zahlen = Anzahl der Männchen.

Hodenlänge	Spermatogonien	Spermatiden	reife Spermien
< 5,0 mm	24	5	
5,0 — 5,9 mm	3	1	
6,0 — 6,9 mm	1	1	
7,0 — 7,9 mm	1	3	
8,0 — 8,9 mm		4	1
9,0 — 9,9 mm		3	2
10,0 — 10,9 mm		1	12
11,0 — 11,9 mm		2	37
12,0 — 12,9 mm			32
13,0 — 13,9 mm			6

inaktiv. Im Mai hatten 5 Weibchen einen Wurf hinter sich, 5 waren erstmals trächtig und 2 befanden sich in der 2. Trächtigkeit. Dies deutet auf Ende März als Beginn der Fortpflanzung. Mit diesem Zeitpunkt stimmt der Fang eines jungen Weibchens überein, das Ende Mai in trächtigem Zustand gefangen wurde und etwa 8 Wochen alt war. Auf dem Adlisberg begannen 1963 die Weibchen schon Mitte März mit der Vermehrung, denn am 9. April wurde ein säugendes Weibchen gefangen und Ende April erschienen die ersten Jungtiere. 1962 traten noch im Oktober 2 trächtige Weibchen auf. Im September des folgenden Jahres war nur noch ein Weibchen säugend, 3 weitere hatten keine angesaugten Zitzen mehr, aber offene Vaginalöffnungen. Diese Befunde ergeben für die Gegend von Zürich eine Fortpflanzungszeit von Ende März bis Ende September. Sie kann jedoch in bestimmten Jahren früher beginnen oder bis in den Oktober verlängert werden.

Bei den Männchen macht die Grösse und die Aktivität der Hoden und *vesicula seminales* einen jahreszeitlichen Zyklus durch. Ausserhalb der Fortpflanzungszeit werden keine Spermien gebildet und die Hoden schrumpfen zu

kleinen Kugeln zusammen. An den gefangenen Männchen wurden Länge und Breite der Hoden gemessen und unter dem Mikroskop auf Vorhandensein von Spermien und Spermatiden geprüft. Tabelle 7 zeigt die Beziehung zwischen der Hodenlänge und der Spermienbildung. Hoden bis zu 8 mm Länge enthalten keine vollausgebildeten Spermien. Spermatiden können in Hoden unter 5 mm Länge auftreten. Dies gilt für Jungtiere in der Zeit von Sommer bis Herbst. Alte Männchen haben zu Beginn der geschlechtlichen Aktivität im Frühjahr oft schon



ABB. 12.

Arithmetisches Mittel und Variabilität der Hodenlänge von Rötelmäusen der Altersklassen IV und V auf der Göschenalp.

grosse Hoden, in welchen vollentwickelte Spermien noch fehlen. Nach den Ergebnissen in Tabelle 7 können die männlichen Rötelmäuse in bezug auf die Hodenlänge in 3 Gruppen eingeteilt werden. Tiere mit Hodenlängen unter 8 mm sind nicht fortpflanzungsfähig. Mit Hodenlängen von 8—10 mm sind die Rötelmäuse in einer Uebergangsphase. Hoden, die mehr als 10 mm lang sind, enthalten reife Spermien. Die zeitliche Dauer der Hodenaktivität bei Rötelmäusen von der Göschenalp geht aus der Abbildung 12 hervor. Es sind darin nur die überwinterten Männchen berücksichtigt. Die Hoden wachsen im März an und produzieren bis in den September reife Spermien. Im September setzt die Hodenrückbildung ein. Im Oktober ist die Hodenlänge auf 5 mm zurückgegangen, und es werden keine Spermien mehr gebildet. Alle jungen Männchen haben im September und Oktober Hoden von weniger als 5 mm Länge. Die Daten in den Monaten Februar bis Mai stammen von Männchen des Südhanges. Es ist möglich, dass die Hodenaktivität am Nordhang erst im April beginnt.

Die jahreszeitlichen Veränderungen der Hodengrößen verlaufen in den Populationen Wassen, Pfaffensprung, Unterägeri und Aegert gleich. Die Ergeb-

nisse sind in Abbildung 13 zusammengefasst. Der Beginn der Geschlechtsaktivität an diesen Orten konnte nicht bestimmt werden, da keine Fänge aus den Monaten Februar und März vorliegen. Von April bis August bilden alle adulten Männchen Spermien. Im September beginnt die Rückbildung der Hoden und gleichzeitig sterben die alten Männchen. Die angegebenen Hodenlängen im Monat Oktober stammen von Männchen der Altersklasse II und III. Alle sind inaktiv, auch jene, die im Sommer und frühen Herbst die Geschlechtsreife erlangt hatten. Für die



ABB. 13.

Arithmetisches Mittel und Variabilität der Hodenlänge von Rötelmäusen der Altersklassen IV und V (im Oktober II und III) an den Fangorten Pfaffensprung, Wassen, Aegert und Unterägeri.

beiden Populationen von Zürich stehen die Befunde von 1966 für den Uetliberg und von 1962/1963 für Adlisberg zur Verfügung (Abb. 14). In die Betrachtung wurden Männchen der III.—V. Altersklasse einbezogen. Im Februar 1966 hatten 6 Männchen reife Spermien, bei 7 weiteren wurden zahlreiche Spermatiden gefunden. Von März bis Oktober traten nur Männchen mit grossen Hoden und reifen Spermien auf. Für den Monat November sind von der Population Adlisberg Daten aus dem Jahr 1962 vorhanden. Von 2 älteren Tieren war eines geschlechtsreif, das andere hatte weder Spermien noch Spermatiden. Bei einem von drei jungen Männchen der I. Altersklasse liessen sich ebenfalls reife Spermien nachweisen. Sogar im Dezember bildete ein Männchen der III. Altersklasse noch Spermien. In der Umgebung von Zürich sind im Februar 1963 und 1966 die frühesten Männchen mit aktiven Hoden festgestellt worden. Einzelne Männchen mit reifen Spermien traten 1962 noch im November und Dezember auf. Da in der Gegend von Zürich auch im Winter einzelne Rötelmäuse Spermien bilden, ist der Beginn und das Ende der Fortpflanzungszeit in den männlichen Geschlechtsorganen nicht scharf begrenzt. Immerhin kann die Zeit von März bis Oktober als

die eigentliche Aktivitätszeit der Hoden angesehen werden, da in diesen Monaten alle alten Männchen Spermien bilden.

Die Dauer der Geschlechtsaktivität ist bei den Männchen länger als bei den Weibchen. Im Frühjahr sind die männlichen Gonaden etwa einen Monat vor den weiblichen aktiv. Das Vorhandensein von Spermien im Hoden bedeutet nicht, dass erfolgreiche Begattungen möglich sind. Bei der Ratte dauert es vom Auftreten der Spermien im Hoden bis zum ersten Erscheinen der Spermien in der Epididymis

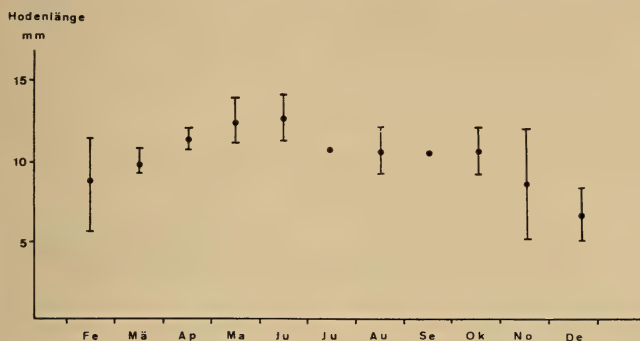


ABB. 14.

Arithmetisches Mittel und Variabilität der Hodenlänge von Rötelmäusen der Altersklassen III bis V an den Fangorten Uetliberg und Adlisberg.

16 Tage (ASDELL 1964). Auch unter Berücksichtigung einer Zeitspanne von 2—3 Wochen vom Beginn der Spermienbildung im Hoden bis zur Fähigkeit erfolgreicher Begattung sind die Männchen vor den Weibchen geschlechtsaktiv. Im Herbst fällt bei den Rötelmäusen das Einstellen der Spermienbildung mit dem Ende der letzten Trächtigkeiten zusammen. Trächtigkeiten treten also in einem kürzeren Zeitraum auf, als auf Grund der fortpflanzungsfähigen Männchen zu erwarten sind. Die Dauer der Fortpflanzungsperiode wird von den Weibchen bestimmt. SADLEIR (1969) diskutiert die Untersuchungen verschiedener Autoren über den Einfluss von Temperatur, Licht, Niederschlag und Nahrung auf die Dauer der Fortpflanzungsperiode bei Säugetieren. Die Ergebnisse sind widersprüchlich. Falls äussere Faktoren Beginn und Ende der Geschlechtsaktivität der Rötelmäuse bestimmen, kann mit der Annahme, dass weibliche Rötelmäuse einen höheren Schwellenwert für den auslösenden Faktor haben als die Männchen, der Unterschied in der Dauer der Geschlechtsaktivität erklärt werden. Bei Massenvermehrung und Fortpflanzung im Winter bestimmen nach ZEJDA (1962, 1964) Nahrungsfaktoren die Dauer der Fortpflanzungszeit.

8. WURFZAHL UND WURFGRÖSSE

Die Plazentanarben geben Aufschluss über die Zahl der Würfe, die ein Weibchen während einer Fortpflanzungszeit hervorbringt. Allerdings verschwinden die Plazentanarben mit der Zeit. Beim Braunen Lemming (*Lemmus trimucronatus*) sind maculae cyaneae 201 Tage nach der Geburt noch nachweisbar (MULLEN 1968). Bei einer Rötelmaus in Gefangenschaft fand ich 225 Tage nach einem Wurf keinerlei Spuren von Plazentanarben mehr. Es kann jedoch angenommen werden, dass die Plazentanarben während einer Fortpflanzungsperiode erhalten bleiben.

TABELLE 8

Erreichte Wurfzahl von überwinterten und im gleichen Jahr geborenen Weibchen auf der Göscheneralp. Tr. = Trächtigkeit.

	Anzahl überwinterner Weibchen in oder nach der			Anzahl im gleichen Jahr geborener Weibchen in oder nach der		
	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.
Mai	3					
Juni	6					
Juli	3	6				
August	2	5	1	2		
September				1		
Oktober		1		1		

Die Bestimmung der Zahl der erfolgten Würfe mit Hilfe der Plazentanarben ist bis zu 3 Trächtigkeiten gut möglich. Bei höherer Wurfzahl sind die Narben der frühesten Implantationen so klein, dass nicht mehr sicher entschieden werden kann, von wieviel Würfen sie stammen. Die überwinterten und jungen Weibchen wurden auf Grund der Feten und Plazentanarben in Tiere, die sich in oder nach der ersten, zweiten oder dritten Trächtigkeit befanden (Tabellen 8—10), eingeteilt. Die Untersuchungen ergaben in keinem Weibchen Hinweise auf eine vierte Trächtigkeit. Auf der Göscheneralp (Tabelle 8) wurden bis Ende Juni nur Weibchen gefangen mit Anzeichen einer ersten Trächtigkeit. In den Monaten Juli und August waren die meisten Weibchen in der 2. Trächtigkeit oder hatten 2 Würfe hinter sich. Ein Weibchen war gegen Ende der Fortpflanzungszeit zum dritten Mal trächtig. Demnach werfen die überwinterten Rötelmäuse auf der Göscheneralp ein- bis dreimal; die meisten bringen es auf zwei Würfe. Die Dauer der Fortpflanzungszeit von $3\frac{1}{2}$ —5 Monaten würde bei post partum-Begattung für 4—5 Würfe reichen. Post partum-Trächtigkeiten kommen selten vor. Nur drei säugende Weibchen waren gleichzeitig trächtig. Sie wurden im Juli in der Mitte

TABELLE 9

Erreichte Wurfzahl von überwinterten und im gleichen Jahr geborenen Weibchen in den Populationen Wassen und Pfaffensprung. Tr. = Trächtigkeit.

	Anzahl überwinterner Weibchen in oder nach der			Anzahl im gleichen Jahr geborener Weibchen in oder nach der		
	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.
Mai	4					
Juni	2	1				
Juli			1	2		
August			1	3	4	
September			2	2	2	
Oktober		1		2		1

TABELLE 10

Erreichte Wurfzahl von überwinterten und im gleichen Jahr geborenen Weibchen in den Populationen Uetliberg und Adlisberg. Tr. = Trächtigkeit.

	Anzahl überwinterner Weibchen in oder nach der			Anzahl im gleichen Jahr geborener Weibchen in oder nach der		
	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.	1. Tr.	2. Tr.	3. Tr.
April	1					
Mai	10	4		1		
Juni	1	1		1		
Juli				1		
August				2		
September			1	2	1	
Oktober				1	1	
November					1	
Dezember				1		

der Fortpflanzungszeit gefangen. Junge Weibchen aus den ersten Würfen erreichen im August die Geschlechtsreife und können trächtig werden. Es muss angenommen werden, dass auf der Göschenalp die jungen Weibchen bis zum Ende der Fortpflanzungszeit nur einen erfolgreichen Wurf durchbringen.

In den Populationen Wassen und Pfaffensprung (Tabelle 9) beginnt die Fortpflanzung früher als auf der Göschenalp, so dass die meisten alten Weibchen bis im September dreimal werfen. Die ersten Jungen können im August/September das zweite Mal trächtig sein. Ein junges Weibchen hatte im Oktober auf Grund der Plazentanarben drei Würfe hinter sich.

Auf dem Uetliberg und Adlisberg (Tabelle 10) sind bereits im Mai viele Weibchen in der 2. Trächtigkeit. Bei Berücksichtigung der langen Fortpflanzungs-

zeit sollten bis Ende September 4 Würfe möglich sein. Vom Juli an nimmt jedoch die Zahl der überwinterten Rötelmäuse stark ab. Das alte Weibchen vom September hatte Plazentanarben von zwei Würfen. Dies bedeutet, dass die alten Weibchen dieser beiden Populationen früh im Jahr zweimal werfen, im Laufe des Sommers sterben und die wenigen bis im Herbst überlebenden Weibchen die Fortpflanzung drosseln. Die Jungtiere des Frühjahrs werden rasch geschlechtsreif und werfen vom Juni bis Oktober ein- bis zweimal.

Von den beiden Populationen Aegert und Unterägeri liegen nur wenige Daten über die Wurffolgen vor. Im April und Mai treten die ersten, ab Juni die zweiten Würfe auf. Nachweise für eine dritte Trächtigkeit fehlen.

TABELLE 11

*Arithmetisches Mittel der Embryonen- oder Fetenzahl bei trächtigen Rötelmäusen.
n = Zahl der untersuchten trächtigen Weibchen.*

Population	n	Arithmetisches Mittel der Zahl der Embryonen oder Feten	Variabilität
Göscheneralp Südhang	9	4,00	2—5
Göscheneralp Nordhang	6	3,67	3—4
Wassen	8	4,50	3—6
Pfaffensprung	4	4,50	4—5
Unterägeri	1	4,00	
Uetliberg	12	4,25	3—6
Adlisberg	6	3,17	2—5
Aegert	3	4,33	3—5

Die Bestimmung der Wurfgrösse erfolgte aus der Zahl der Embryonen und Feten von trächtigen Weibchen. Eine zusätzliche Information lieferten die Plazentanarben früherer Würfe. Die an trächtigen Weibchen ermittelten Wurfgrössen sind in der Tabelle 11 aufgeführt. Unter Berücksichtigung der Plazentanarben ergaben sich teilweise Abweichungen. Diese sind auf den grossen Anteil von jungen Weibchen zurückzuführen, welche kleinere Würfe haben. In Tabelle 12 sind die Wurfgrössen für junge und überwinterte Weibchen getrennt aufgeführt. Die geringeren Würfe der jungen Tiere sind nach ZEJDA (1966) nicht altersmässig, sondern jahreszeitlich bedingt. Junge Weibchen werden erst gegen Ende der Fortpflanzungszeit trächtig, und im Herbst haben nach ZEJDA auch alte Weibchen kleinere Würfe als im Frühjahr oder Sommer. Die Wurfgrössen der überwinterten Weibchen in Tabelle 12 stimmen weitgehend mit den Werten in Tabelle 11 überein, die auf Zählungen von Embryonen oder Feten beruhen. Die Rötelmäuse der Göscheneralp haben kleinere Würfe als die Tiere in den tiefer gelegenen Populationen. Geringere Wurfgrössen bei Rötelmäusen im Gebirge fand auch ZEJDA (1966) in der Tschechoslowakei. In meinem Material lässt sich kein Zusammenhang

zwischen der Körpergrösse und der Wurfgrösse erkennen. Nach ZEJDA (1966) ist die Bestimmung der Wurfgrösse genügend genau, wenn der mittlere Fehler des arithmetischen Mittels 0,2 oder weniger beträgt. Da dies nur für die Populationen der Göscheneralp zutrifft, stellen die ermittelten Werte in Tabelle 12 die ungefähren Wurfgrössen dar. Die kleinen Würfe in der Population Adlisberg fallen völlig aus der Reihe. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob die Wurfgrösse in dieser Population dauernd so klein ist, oder ob es sich um eine zeitlich begrenzte, tiefe Vermehrungsrate handelt, die zufällig während der Untersuchungszeit 1962/63

TABELLE 12

Arithmetisches Mittel der Wurfgrösse junger und überwinterter Weibchen auf Grund der Embryonen- oder Fetenzahl und der Plazentanarben. n = Zahl der untersuchten Trächtigkeiten, \bar{x} = Arithmetisches Mittel der Wurfgrösse, $s_{\bar{x}}$ = mittlerer Fehler des Mittelwertes.

Population	Mittlere Wurfgrösse junger Weibchen		Mittlere Wurfgrösse überwinterter Weibchen			Variabilität
	n	\bar{x}	n	\bar{x}	$s_{\bar{x}}$	
Göscheneralp S.	5	4,00	22	3,77	0,20	2—5
Göscheneralp N.			18	3,50	0,20	1—5
Wassen	12	3,92	5	4,60	0,75	2—6
Pfaffensprung	15	3,60	9	4,22	0,22	2—5
Unterägeri			8	4,63	0,26	4—6
Uetliberg			17	4,00	0,30	1—6
Adlisberg	14	3,15	6	3,17	0,48	1—6
Aegert	3	3,67	9	4,22	0,28	3—5

auftrat. Die mittlere Wurfgrösse auf Grund der Zahl der Embryonen, Feten und Plazentanarben ist für die beiden Populationen Göscheneralp $3,65 \pm 0,15$ ($n=40$), für die übrigen Populationen ohne Adlisberg $4,25 \pm 0,15$ ($n=48$). ZEJDA (1966) hat die geographische Variabilität der Wurfgrösse bei der Rötelmaus in Europa zusammengestellt. Danach nimmt die Wurfgrösse der Rötelmäuse in Europa von Westen nach Osten zu und von Norden nach Süden ab. Die vorliegenden Ergebnisse bestätigen diese Regel.

Als Natalität bezeichne ich nach SCHWERDTFEGER (1968) die Zahl der Jungen, die ein Weibchen im Laufe seines Lebens erzeugt. Sie lässt sich aus der Wurfzahl und der Wurfgrösse bestimmen. Da aus der geringen Zahl der gefangenen weiblichen Rötelmäuse die Wurfzahl nicht genau ermittelt werden kann, lässt sich die Natalität nur schätzen. Auf der Göscheneralp haben die Rötelmäuse eine kleine Natalität. Die mittlere Wurfzahl ist etwas grösser als 2, da nur wenige Weibchen im Geburtsjahr trächtig werden und die überwinternden Tiere durchschnittlich 2 Würfe zustande bringen. Die mittlere Wurfzahl beträgt 3,5 bis 3,8 Junge. In der

Population Adlisberg ist die Natalität ebenfalls gering. Im Herbst geborene Weibchen werfen im folgenden Jahr zwei-bis dreimal. Junge Rötelmäuseweibchen des Frühjahrs erzeugen noch im gleichen Jahr ein bis zwei Würfe, aber nur wenige von ihnen überleben den Winter (Tabelle 13 und Abb. 15) und werfen im nächsten Jahr nochmals ein-bis zweimal. Im Mittel fallen auf ein Weibchen zwei bis drei Würfe mit einer mittleren Jungenzahl von 3,2 (Tabelle 12). In den Populationen Uetliberg, Aegert und Unterägeri ist die mittlere Zahl der Würfe ähnlich wie in der Population Adlisberg. Infolge der grösseren Jungenzahl (Tabelle 12) erreichen die Rötelmäuse eine höhere Natalität. Die grösste Nachwuchsrates ergibt sich für Rötelmäuse von Pfaffensprung und Wassen. Ein grosser Teil der jungen Weibchen wirft im ersten Jahr ein-bis zweimal 3,6 bzw. 3,9 Junge. Im zweiten Jahr zeugen die Weibchen zwei bis drei Würfe zu 4,2 bzw. 4,6 Jungen (Tabelle 12). Im Gegensatz zu den Ergebnissen der morphologischen Untersuchungen, die eine Aufteilung der Rötelmäuse in eine grosse alpine und eine kleine Form im Mittelland und in den Voralpen ergaben, lässt sich in bezug auf die Fortpflanzung eine Höhengruppierung erkennen. Die Rötelmäuse auf der Göschenalp haben eine kurze Fortpflanzungszeit von 4 Monaten und eine kleine Natalität. Bei den Tieren von Pfaffensprung und Wassen dauert die Fortpflanzungsperiode einen Monat länger und die Natalität ist gross. An den Fangorten Aegert, Uetliberg und Unterägeri erstreckt sich die Fortpflanzung über $5\frac{1}{2}$ bis 7 Monate und die Natalität zeigt die Tendenz zu geringeren Werten als in den mittleren Lagen des Alpengebietes.

9. ZAHNWURZELWACHSTUM

Die Kenntnis der Fortpflanzungszeit gibt Aufschluss über das Alter der Rötelmäuse. In den Tabellen 13 bis 15 sind für jeden Monat die gefangenen Tiere mit der Wurzellänge des ersten unteren Molaren eingetragen. Die Anordnung der Rötelmäuse nach diesjährigen und überwinterten Tieren gibt ein übersichtliches Bild des Wurzelwachstums.

In den Populationen Adlisberg, Uetliberg und Aegert (Tabelle 13) haben die ältesten Rötelmäuse des 1. Jahres im September/Oktober Wurzellängen von 1,2—1,3 mm. Da an diesen Fangorten die Fortpflanzung im Monat April beginnt, sind diese Tiere etwa 6 Monate alt. Die Zahnwurzel wächst während des Sommers um 0,2 mm im Monat. Im April bis Mai des zweiten Jahres haben die ältesten Rötelmäuse 1,8—2,0 mm lange Wurzeln. Den Winter über erfolgte in sieben Monaten eine Zunahme von 0,6—0,8 mm, durchschnittlich 0,1 mm im Monat. Die Wurzellänge vergrössert sich während des Sommers schneller als im Winter. Den gleichen Befund erhält man aus den Tabellen 14 und 15. Die ältesten Rötelmäuse der Population Pfaffensprung und Wassen (Tabelle 14) erreichen in ihrem Geburtsjahr im Oktober 1,0 mm Wurzellänge. Da an diesen Orten die Fort-

TABELLE 13

Molarwurzellängen der Rötelmäuse von Uetliberg, Adlisberg und Aegert.
Zahlen = Anzahl der Tiere.

Molarwurzellänge in mm	Geburtsjahr										2. Jahr								
	Monat:										Monat:								
	Ap	Ma	Ju	Ju	Au	Se	Ok	No	De		Ja	Fe	Ma	Ap	Ma	Ju	Ju	Au	Se
0	2	9	8	4	3	4	10	6	3										
0,1				2	1	1	1												
0,2			1	2	3	2	3												
0,3				1	2	3	1	1			1	1	1						
0,4				1	2		2			1									
0,5					1						1	2							
0,6				1	1				2		5				1				
0,7					1		1				6	2	1	1					
0,8					1	1					3		1	2					
0,9					1			1			1			2					
1,0						1	1				2			1					
1,1														1	1	1			
1,2						1	1							2	6	1			
1,3						1		1						2	1	1			
1,4											1		3	3	2				
1,5														3	1	1			
1,6														3	1		1		
1,7														5	1		1		
1,8													1				1		
1,9																		1	
2,0														2			1	1	
2,1																			
2,2																			1

pflanzung im Mai einsetzt, sind die Tiere 5 Monate alt. Die Wurzellängen wachsen im Monat um 0,2 mm. Sieben Monate später, im Mai des folgenden Jahres, ist die Wurzellänge auf 1,8 mm angestiegen, was einem mittleren monatlichen Zuwachs von 0,1 mm im Winter entspricht. Auf der Göscheneralp (Tabelle 15) erreichte eine Rötelmaus Ende August eine Wurzellänge von 0,8 mm. Der früheste Wurftermin, der am Südhang festgestellt wurde, ist Ende April. Demnach ist diese Rötelmaus 4 Monate alt und ihre Zahnwurzel hat im Monat um 0,2 mm zugenommen. Aus dem Frühjahr liegen von der Göscheneralp nur vereinzelte Tiere vor, so dass das Wurzelwachstum während des Winters nicht genau festgestellt werden kann. Im August des zweiten Jahres fallen vier Rötelmäuse mit den grossen Wurzellängen von 2,5—2,7 mm auf. Es wäre denkbar, dass diese Tiere 2 Jahre alt sind. Das mittlere monatliche Wachstum würde dann 0,1 mm betragen. Diese tiefe Wachstumsrate gilt allerdings für die übrigen Rötelmäuse von der Göscheneralp nicht, da sonst ihr Geburtstermin auf den Winter fällt. Setzt man die Geburt dieser vier Rötelmäuse auf Anfang Mai des vorhergehenden Jahres,

TABELLE 14

*Molarwurzellängen der Rötelmäuse von Pfaffensprung und Wassen.
Zahlen = Anzahl der Tiere.*

Molarwurzellänge in mm	Geburtsjahr								2. Jahr									
	Monat: Ma Ju		Ju	Au	Se	Ok	No	De	Ja	Fe	Mä	Ap	Ma	Ju	Ju	Au	Se	Ok
0		3	3	3	23	18												
0,1			2	1	6	3												
0,2				4		2												
0,3				2	1	1												
0,4				1	1	2												
0,5						1												
0,6					1	1												
0,7						1												
0,8						1												
0,9						2												
1,0						1						1						
1,1												2	1					
1,2												2						
1,3												1						
1,4												1						
1,5														1			1	
1,6												1	2					
1,7												1	2	3	1			
1,8												2		1	2			
1,9																	1	
2,0																1	3	
2,1																1	1	
2,2																		
2,3																		
2,4																1		

so ergibt sich ein Alter von 16 Monaten. Unter der Annahme, dass während sechs Wintermonaten der Wurzellängenzuwachs 0,1 mm und in den Sommermonaten 0,2 mm beträgt, ergibt sich eine Wurzellänge von 2,6 mm, was den gemessenen Werten entspricht. Ein Alter von 2 Jahren ist jedoch nicht vollständig auszuschliessen, falls die Zahnwurzeln im zweiten Sommer nur noch wenig wachsen. PRYCHODKO (1951) und ZEJDA (1961) vermuten, dass das Wurzelwachstum mit zunehmendem Alter langsamer wird. Nach den Werten in Tabelle 13—15 ist jedoch der Wurzelzuwachs bei überwinterten Tieren während des Sommers gleich rasch wie bei Jungtieren im ersten Sommer. Im vorliegenden Material kann die Wurzellänge aller Tiere mit der Annahme erklärt werden, dass die Länge der Molarenwurzeln während des Sommerhalbjahres um 0,2 mm, während des Winters um 0,1 mm im Monat zunimmt. Für die Bestimmung des genauen Zuwachswertes und für die Feststellung der Dauer des verlangsamten Wachstums während des Winters ist weiteres Untersuchungsmaterial nötig. Der durch-

TABELLE 15

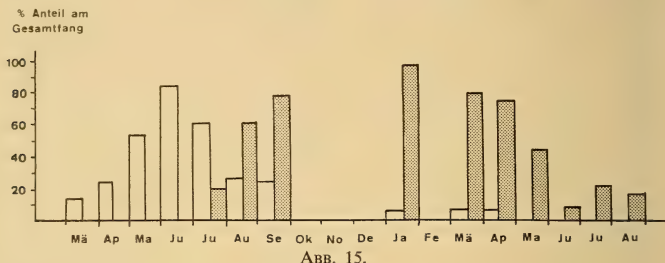
Molarwurzellängen der Rötelmäuse von der Göschenalp.
Zahlen = Anzahl der Tiere.

Molarwurzellänge in mm	Geburtsjahr							2. Jahr									
	Monat:							Ja	Fe	Mä	Ap	Ma	Ju	Ju	Au	Se	Ok
0	8	17	22	11	10		1										
0,1			4	7													
0,2			4	3	2												
0,3				2	3												
0,4								2									
0,5																	
0,6								2	1								
0,7							1										
0,8			1		1				1								
0,9								1									
1,0										1	2						
1,1										1	2	2					
1,2										1	1	2					
1,3											1	1					
1,4												7	6	1			
1,5												2	3				
1,6												5	2	2	1	1	
1,7												2	2		1		
1,8													1	2	2	1	
1,9												2	1	2			
2,0													1	1			
2,1												1		2			
2,2															1		
2,3																	
2,4																	
2,5															2		
2,6															1		
2,7															1		

schnittliche monatliche Wurzelzuwachs von 0,15 mm für einjährige Tiere entspricht den Angaben von WASILEWSKI (1952) und ZEJDA (1961). Während die Verlangsamung des Körperwachstums im Winterhalbjahr durch WASILEWSKI (1952), BERGSTEDT (1965), KUBIK (1965), SCHWARZ et al (1964), HAITLINGER (1965) nachgewiesen wurde, ist über die Hemmung des Zahnwurzelwachstums im Winter nur wenig bekannt, PRYCHODKO (1951) gibt als monatliche Wachstumsrate 0,18 mm im ersten Jahr und 0,14 mm im zweiten Jahr an. Er macht aber keine Angaben über jahreszeitliche Unterschiede. GRUBER (1966), GRUBER und KAHMANN (1968) haben den Zahnwurzelzuwachs im Winter eingehend untersucht und gegenüber dem Sommer verzögertes Wachstum festgestellt. Nach HYVAERINEN (1969) ist im Winter die Aktivität der alkalischen Phosphatase, die für den Verknöcherungsprozess wichtig ist, stark herabgesetzt.

10. ALTERSZUSAMMENSETZUNG UND GENERATIONENFOLGE

An der Gruppierung der Tiere nach den Wurzellängen in den Tabellen 13—15 erkennt man die Altersgliederung in den Populationen. An den Fangorten Uetliberg, Adlisberg und Aegert (Tabelle 13) treten in den Monaten September bis November drei Altersstufen auf: alte, überwinterte Tiere mit 1,9—2,1 mm Wurzellängen, Tiere mittleren Alters mit Molarenwurzeln zwischen 0,7 bis 1,3 mm und Jungtiere mit Wurzellängen bis 0,4 mm. Alte Rötelmäuse wurden nur noch im



Prozentualer Anteil der Frühlings- und Herbstgeneration an den monatlichen Gesamtfängen in den Populationen Uetliberg, Adlisberg und Aegert.
 □ Frühlingsgeneration ▨ Herbstgeneration.

September gefangen, so dass im Herbst die Populationen vorwiegend aus den im Frühjahr geborenen Tieren und den Jungen vom Spätsommer und Herbst bestehen. Im Frühjahr überwiegen die Rötelmäuse, die im Spätsommer und Herbst des Vorjahres geboren wurden. Sie haben im Februar 0,3—1,0 mm lange Zahnwurzeln. Rötelmäuse aus dem vorjährigen Frühling sind nur noch vereinzelt vorhanden, je ein Tier im Februar, März und Mai mit Zahnwurzeln von 1,4, 1,8 und 2,0 mm. Die alten Rötelmäuse haben in den Monaten Juni bis August eine mittlere Wurzellänge von 1,52 mm ($n=13$). Unter der Annahme eines mittleren monatlichen Wurzelzuwachses von 0,15 mm sind die Tiere 10 Monate alt. Sie stammen aus dem Herbst des Vorjahres. In den Populationen Uetliberg, Adlisberg, Aegert lassen sich Frühlings- und Herbstgeneration unterscheiden (Abb. 15). Die Jungen des Frühjahrs wachsen rasch und erzeugen die Herbstgeneration. Im Winter stirbt der grösste Teil der Frühjahrstiere, so dass im nächsten Frühling der Bestand fast ausschliesslich von der Herbstgeneration gestellt wird, welche die neue Frühlingsgeneration hervorbringt. Von Juli an geht die Zahl der alten Herbsttiere zurück. Sie sind an der Bildung der neuen Herbstgeneration nur in geringem Mass beteiligt, wie in der Untersuchung der Wurfzahlen festgestellt wurde.

In den Populationen Pfaffensprung und Wassen (Tabelle 14) ist die Unterteilung in Frühlings- und Herbstgeneration nicht möglich, weil die Fortpflanzungszeit kürzer ist und die Würfe in der zweiten Hälfte der Fortpflanzungsperiode sowohl von alten Rötelmäusen wie von jungen Weibchen des Frühjahrs stammen. Das Mittel der Zahnwurzellänge alter Tiere in den Monaten Juni bis August beträgt 1,74 mm ($n=16$). Bei einer monatlichen Zunahme von 0,15 mm entspricht dies einem mittleren Alter von $11\frac{1}{2}$ Monaten. Die Mehrheit der überwinterten Tiere stammt vom Juli bis August des Vorjahres.

Auf der Göscheneralp (Tabelle 15) sind im Herbst vorwiegend Jungtiere vom Juli/August zu finden und nur wenige Tiere aus Monaten Mai/Juni, dem

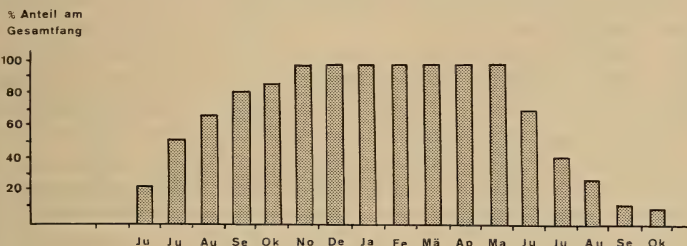


ABB. 16.

Prozentualer Anteil der Rötelmäuse einer Fortpflanzungsperiode an den monatlichen Gesamtfängen auf der Göscheneralp.

Beginn der Fortpflanzungszeit. Die mittlere Zahnwurzellänge der alten Tiere in den Monaten Juni bis August ist 1,63 mm. Dies gibt bei dem angenommenen monatlichen Wurzelzuwachs von 0,15 mm ein Alter von 11 Monaten. Vom Juli bis Anfang September geborene Rötelmäuse bilden den grössten Teil der Elternpopulation im folgenden Jahr. Rötelmäuse, die im Frühjahr geboren werden, tragen gegen Ende der Fortpflanzungszeit nur geringen Teil zur Vermehrung bei. In einem Jahr wird auf der Göscheneralp eine Generation gebildet (Abb. 16).

Als Höchstwerte wurden in den untersuchten Populationen folgende Zahnwurzellängen gefunden: Uetliberg und Adlisberg 2,0 mm, Aegert, 2,2 mm, Wassen 2,1 mm, Unterägeri und Pfaffensprung 2,4 mm und Göscheneralp 2,7 mm. Diese Werte entsprechen einem Alter von 13 Monaten für die ältesten Tiere von Uetliberg und Adlisberg, von 16 Monaten für die älteste Rötelmaus von der Göscheneralp. Das durchschnittlich erreichte Alter ist für überwinterte Rötelmäuse der Göscheneralp knapp 1 Jahr, für die Tiere von Pfaffensprung etwa 1 Jahr. In den Populationen Uetliberg/Adlisberg/Aegert dürfte das mittlere Alter adulter Tiere für die Frühlingsgeneration $\frac{1}{2}$ Jahr, für die Herbstgeneration $\frac{3}{4}$ Jahre sein.

11. DISKUSSION

In dieser Arbeit wurde die Morphologie der Rötelmäuse unter besonderer Berücksichtigung der Höhenlage und des Mikroklimas der Fangorte untersucht. Es ist zu überlegen, ob nicht noch andere Faktoren, wie Jahreszeit und Populationsdichte, die Körper- und Schädelgrösse beeinflussen. GRUBER (1966) sowie GRUBER und KAHMANN (1968) fanden zu verschiedenen Jahreszeiten Unterschiede in der Grösse der Rötelmäuse, doch sind sie wohl auf den unterschiedlichen Anteil von Jungtieren in der Population zurückzuführen. HAITLINGER (1965) und KUBIK (1965) untersuchten für jede Altersklasse die Schwankungen der Körper- und Schädelgrösse innerhalb eines Jahres und zwischen verschiedenen Jahren und erhielten positive Befunde. In meiner Untersuchung sind solche Variationen weitgehend ausgeschaltet worden, da nur alte Rötelmäuse in die Auswertung einbezogen wurden, die, mit Ausnahme der Tiere vom Uetliberg, aus mehreren Jahren stammen und in den gleichen Jahreszeiten gefangen wurden. Der Zusammenbruch einer Population im Herbst hat Änderungen in der Alterszusammensetzung zur Folge (Stein 1956), dagegen ist ein Einfluss der Dichte auf die Morphologie der Rötelmäuse nicht bekannt. In keiner der von mir untersuchten Population war die Dichte übermässig gross; in den Populationen Aegert und Wassen war sie gering. Ein Einfluss der Populationsdichte auf die Körpergrössen ist in meinem Material nicht nachzuweisen.

Die morphologischen Untersuchungen ergeben, dass die Rötelmäuse zwei Formen angehören, die in Grösse und Färbung voneinander getrennt sind. Die alpinen Rötelmäuse von Pfaffensprung, Wassen und Göscheneralp gehören zur Unterart *Clethrionomys glareolus nageri*. Die Tiere von Unterägeri und aus der Umgebung von Zürich sind Vertreter der Unterart, die das Mittelland und die Voralpen besiedelt. Nun fragt es sich, ob sie der Unterart *Clethrionomys glareolus helveticus* oder *Clethrionomys glareolus vesanus* zuzuordnen sind. Freundlicherweise hat mir Herr Dr. A. Meylan eine Serie Rötelmäuse von Nyon, Chésérèx, St. Cergue (Kt. Waadt) zu Vergleichszwecken zur Verfügung gestellt. Die Rötelmäuse dieses Gebietes stellt MILLER (1912) zu *C. g. helveticus*. In der Färbung konnte ich keine Unterschiede zwischen den Tieren des Kantons Waadt und den Rötelmäusen von Zürich feststellen. Weitere Aufschlüsse ergeben die Schädelmasse. In der Tabelle 16 sind die arithmetischen Mittel von Schädelmessungen, die verschiedene Autoren ausgeführt haben, zusammengestellt. Auf die Berücksichtigung äusserer Masse musste verzichtet werden, da die Angaben nicht vergleichbar sind. MILLER (1900, 1912) gibt Kopf-Rumpf-Mittelwerte für *C. g. helveticus* an, die in verschiedenen Populationen von 93,75 mm (Montauban) bis 114,4 mm (Genf) schwanken. Meine Messungen nahm ich an Rötelmäusen der Altersklassen IV und V vor. Für die Messdaten von MILLER (1912) aus den Kantonen Waadt

TABELLE 16

Arithmetische Mittel in mm von Schädelmerkmalen von Rötelmäusen aus der Südwestschweiz und vom Alpenmordrand.

Herkunft Autor	Kt. Waadt und Genf MILLER (1912)	Kt. Waadt eigene Messungen	Uetliberg eigene Messungen	Aegert eigene Messungen	Voralberg GRUBER und KAHMANN 1968	Liechtenstein GRUBER und KAHMANN 1968
Zahl der untersuchten Tiere	10	17	32	19	—	—
Condylolbasallänge	24,52	24,82	24,66	24,23	24,44	24,36
Jochbogenbreite	13,74	13,72	13,76	13,56	13,60	13,44
Interorbitalbreite	3,88	4,02	3,96	3,90	—	—
hintere Schädelbreite	11,56	11,77	11,68	11,45	11,63	11,66
Nasallänge	7,08	7,22	7,20	7,03	6,89	7,06
Diastema	7,12	7,16	7,21	6,84	6,87	6,87
obere Molarenreihe	5,38	5,74	5,50	5,73	5,04	4,96

und Genf wurden die Tiere mit einer mittleren oder langen Molarenwurzellänge berücksichtigt. Die Werte von Vorarlberg und Liechtenstein stammen von alten Tieren. Sie sind der Arbeit von GRUBER und KAHMANN (1968) entnommen. Die Werte aller Populationen in der Tabelle 16 stammen somit von adulten Rötelmäusen. Bedenkt man, dass das Material aus verschiedenen Landesteilen stammt, und die Messungen von verschiedenen Autoren vorgenommen wurden, so sind die Unterschiede erstaunlich klein. Die Rötelmäuse von Zürich lassen sich weder in der Färbung noch in den Schädelmassen von Tieren der Westschweiz unterscheiden und gehören somit zur Unterart *C. g. helveticus*. Da auch die Rötelmäuse von Vorarlberg und Liechtenstein weder in der Färbung (BAUER, KRAPP, SPITZENBERGER 1967) noch in den Schädelmassen (Tabelle 16) von den Rötelmäusen des Schweizerischen Mittellandes getrennt werden können, müssen sie ebenfalls als *C. g. helveticus* bezeichnet werden, wie es VON LEHMANN (1962) für die Rötelmäuse des Fürstentums Liechtenstein getan hat. In der Tabelle 16 kommt ein beachtlicher Unterschied in der Länge der oberen Molarenreihe zwischen den Populationen Vorarlberg/Liechtenstein und den übrigen Populationen zum Ausdruck. Dieser Unterschied ist zufällig oder auf eine andere Messmethode zurückzuführen, denn BAUER, KRAPP und SPITZENBERGER (1967) fanden im Vorarlberg mittlere Werte von 5,6 bis 5,8. Da diese Autoren die Rötelmäuse von Vorarlberg zu *C. g. vesanus* stellen, ist nach meiner Auffassung die Unterart *vesanus* identisch mit *helveticus*. GRUBER und KAHMANN (1968) fanden geringe Unterschiede zwischen Rötelmäusen von Vorarlberg/Liechtenstein und Tieren von weiter östlich liegenden Alpengebieten. Sie erachten den Unterschied als zu gering, um eine Unterarttrennung vorzunehmen und bezeichnen *C. g. vesanus* als Synonym der ostalpinen Rötelmaus *C. g. ruttneri*. Somit fallen die drei Unterarten *C. g. helveticus*, *C. g. vesanus* und *C. g. ruttneri* zusammen und der Name *C. g. helveticus* hat nach der Prioritätsregel Gültigkeit. Untersuchungen der Rötelmäuse in vertikaler Richtung vom Alpenvorland bis ins Hochgebirge durch PRYCHODKO (1951) in den Ostalpen, CLAUDE (1967) und die vorliegende Arbeit in den Westalpen ergeben eine gute Unterscheidung zwischen einer grossen, dunklen, alpinen Form und einer kleinen, hellergefärbten Rötelmaus am Alpennordfuss. Nördlich und östlich davon schliessen sich die noch kleineren Unterarten *C. g. glareolus* und *C. g. isticus* an.

Die Grössenmasse adulter Tiere vom Königssee (PRYCHODKO 1951) übertreffen die Masse der Rötelmäuse von der Göscheneralp. GRUBER und KAHMANN (1968) betonen ebenfalls, dass Rötelmäuse dieses Gebietes höhere Werte aufweisen als benachbarte Populationen, ohne aber die Dimensionen der von PRYCHODKO gemessenen Tiere zu erreichen. Die Tiere dieses Gebietes haben zudem eine dunkle Färbung. Nach den Daten dieser Autoren lassen sie sich morphologisch nicht von *C. g. nageri* unterscheiden. Die Grenze der Verbreitung von *C. g. nageri* verschiebt sich damit weiter nach Osten. Auf Grund der bisherigen

Kenntnisse der alpinen Rötelmäuse lassen sich nur zwei gut voneinander unterscheidbare Formen erkennen: Die grosse alpine Rötelmaus *C. g. nageri* besiedelt weite Gebiete der Westalpen bis ins Brennergebiet (VON WETTSTEIN 1954) und kommt in den Ostalpen nur noch isoliert in einzelnen hochgelegenen Gebieten vor (Bsp. Königsseegebiet, PRYCHODKO 1951, GRUBER und KAHMANN 1968). Die kleinere, hellere Form *C. g. helveticus*, die in Körper- und Schädelmassen zwischen den alpinen Rötelmäusen und den unterarten *glareolus* und *isticus* steht, lebt im Westen nur am Nordfuss der Alpen und in den Voralpen, hat aber in den Ostalpen die Gebirge bis in grosse Höhen erobert. Beispiele sind die Populationen vom Patscherkofel und aus den Oberösterreichischen Alpen (GRUBER und KAHMANN 1968).

Während sich die Rötelmäuse vom südwestlichen Teil des Juras (St. Cergue, Nyon) weder in der Färbung noch in den Schädeldimensionen (Tabelle 16) von den Tieren aus der Umgebung von Zürich unterscheiden, sind die Rötelmäuse des zentralen und nordwestlichen Juras durch eine auffallend rote Rückenfärbung gekennzeichnet. MILLER (1912) führt unter *C. g. helveticus* vier Tiere aus Bioux (Vallée de Joux, Kt. Waadt) an, ohne auf ihre Färbung besonders hinzuweisen. Eine Rötelmausserie von La Burtignière im gleichen Gebiet, die von Herrn Dr. A. Meylan gesammelt wurde, war in der Färbung leuchtend rot und daran leicht von den Rötelmäusen von St. Cergue und Nyon zu unterscheiden. Leider gehörten alle Tiere zu den Altersklassen I und II, so dass ein Vergleich in den Körper- und Schädelmassen nicht möglich war. GRUBER und KAHMANN (1968) betonten ebenfalls die flammend rotbraune Färbung der Jurarötelmäuse und weisen auf deren kurze Schwanzlänge hin. Wahrscheinlich gehören auch die von BAUER, KRAPP und SPITZENBERGER (1967) erwähnten Tiere aus Bonfol (Kt. Bern) im nordwestlichen Jura zu dieser roten Form. Ob es sich bei diesen Tieren um eine eigene Unterart handelt oder um eine lokale Farbvariante von *C. g. helveticus* oder *C. g. glareolus*, bedarf einer eingehenden Untersuchung.

Unterarten der Rötelmaus lassen sich in Gefangenschaft kreuzen (ZIMMERMANN 1950, STEVEN 1955, GODFREY 1958, RAUSCHERT 1963). Falls Bastarde zwischen *C. g. nageri* und *C. g. helveticus* in der Natur vorkommen, sind sie im untersuchten Gebiet zwischen den Orten Pfaffensprung und Unterägeri zu erwarten (Abb. 4). Die beiden Populationen von Pfaffensprung und Unterägeri zeigen noch keine Mischungsmerkmale (Tabellen 1 und 2, Abb. 5 und 6).

12. ZUSAMMENFASSUNG

An 540 schweizerischen Rötelmäusen aus Höhen zwischen 400 und 1700 m ü. M. wurde der Einfluss der Höhenlage und des Klimas auf die Morphologie und die Fortpflanzung festgestellt. Für die morphologische Untersuchung wurden 6 Körper- und 22 Schädelmerkmale berücksichtigt.

Die angewandten statistischen Methoden ergaben eine Aufteilung der Rötelmäuse in zwei morphologisch verschiedene Gruppen. Die Rötelmäuse des Alpengebietes gehören zur westalpinen Rötelmaus *Clethrionomys glareolus nageri*, die Tiere des Mittellandes und der Voralpen zur Unterart *C. g. helveticus*.

Die Unterschiede zwischen den beiden Unterarten können weder auf verschiedene Höhenverbreitung noch auf Klimaeinflüsse zurückgeführt werden. Innerhalb der Unterart *C. g. nageri* lässt sich eine Abnahme der Grösse mit zunehmender Meereshöhe feststellen. Alte Tiere von feuchten West- und Nordhängen sind grösser als Tiere von trockenen Südhängen.

Der Fang trächtiger und säugender Weibchen fällt im Mittelland (600 m) in die Zeit von Ende März bis Ende September. Unter günstigen Bedingungen können auch frühere und spätere Würfe stattfinden. In den Alpen dauert die Fortpflanzungszeit in 800 und 1200 m ü. M. von Mitte Mai bis Ende September, in 1700 m ü. M. von Mitte Mai bis Anfang September.

Bei den Männchen lassen sich Spermien in den Hoden einen Monat vor dem ersten Erscheinen trächtiger Weibchen feststellen. Das Ende der Spermienbildung fällt in die Zeit der letzten Würfe. Die Wurfgrösse ist in 1700 m ü. M. kleiner als in tieferen Lagen (Ausnahme Population Aldisberg).

Die Länge der Molarenwurzeln nimmt im Sommer stärker zu als im Winter. Der durchschnittliche Monatszuwachs ist ca. 0,2 mm im Sommer und 0,1 mm im Winter.

Die alpinen Rötelmäuse werden durchschnittlich älter als die Rötelmäuse des Mittellandes. In den Populationen der Gegend von Zürich lassen sich Herbst- und Frühlingsgeneration unterscheiden. Auf 1700 m ü. M. wird nur eine einzige Generation im Jahr gebildet.

Die Rötelmäuse des Mittellandes (Gegend von Zürich) und der Voralpen (Unterägeri) unterscheiden sich weder in der Färbung noch in den Schädelmassen von den Tieren der Westschweiz (Kt. Waadt). Nach den bisherigen Kenntnissen können die Unterarten *C. g. helveticus*, *C. g. vesanus* und *C. g. rutneri* nicht voneinander getrennt werden. Im zentralen und nordwestlichen Jura treten Rötelmäuse auf, die durch eine hellrote, breite Rückenfärbung von *C. g. helveticus* aus dem Mittelland und dem südwestlichen Jura (St. Cergue) abweichen.

RÉSUMÉ

L'influence de l'altitude et du climat sur la morphologie et la reproduction des campagnols roussâtres a été déterminée par l'examen de 540 individus capturés en Suisse à une altitude variant de 400 à 1700 m. Pour l'étude morphologique, on a tenu compte de 6 mensurations du corps et de 22 du crâne.

Les méthodes statistiques appliquées ont montré l'existence de deux groupes de campagnols roussâtres morphologiquement distincts. Les campagnols rous-

sâtres de la région alpine font partie des campagnols ouest-alpins de la sous-espèce *C. g. nageri*, les animaux du Plateau et des Préalpes appartiennent à la sous-espèce *C. g. helveticus*. Les différences entre les deux sous-espèces ne correspondent ni à la répartition en altitude ni à l'influence du climat. Dans la sous-espèce *C. g. nageri* on peut observer que la taille diminue lorsque l'altitude augmente. Les animaux adultes vivant sur les versants humides exposés à l'ouest et au nord sont plus grands que ceux vivant sur les versants secs exposés au sud.

La capture de femelles gravides et allaitantes se fait sur le Plateau à 600 m de fin mars à fin septembre. Dans les Alpes, à une altitude de 1700 m, la période de reproduction s'étend de la mi-mai au début de septembre. Le nombre des petits d'une nichée est moindre à 1700 m qu'à plus basse altitude (exception: population Adlisberg).

La longueur des racines des molaires augmente plus en été qu'en hiver. La croissance mensuelle moyenne est d'environ 0,2 mm en été et de 0,1 mm en hiver. Les campagnols roussâtres des Alpes atteignent en moyenne un âge supérieur à ceux du Plateau. Dans les populations de la région zurichoise, on peut distinguer une génération d'automne et une génération de printemps. A 1700 m, on ne voit se développer qu'une seule génération par an.

Les campagnols roussâtres du Plateau (région de Zurich) et des Préalpes (Unterägeri) ne diffèrent de ceux de la Suisse romande (Canton de Vaud) ni par la couleur, ni par les mesures du crâne. D'après les connaissances acquises jusqu'ici, les sous-espèces *C. g. helveticus*, *C. g. vesanus* et *C. g. ruttneri* ne peuvent être dissociées les unes des autres. Dans le centre et le nord-ouest du Jura, on trouve des campagnols roussâtres qui se distinguent du *C. g. helveticus* du Plateau et du sud-ouest du Jura (St.-Cergue) par une large bande rouge pâle sur le dos.

SUMMARY

The influences of altitude and climate on the morphology and reproduction of the bank vole *Clethrionomys glareolus* in Switzerland were investigated. Five hundred and forty specimens were caught at altitudes between 400 and 1700 meters. Six body and twenty-two skull measurements were involved in the investigation.

The statistical methods revealed two different morphological types. The big bank vole of the alpine region belongs to the subspecies *C. g. nageri*; the smaller animals in the prealpine and lower regions are members of the subspecies *C. g. helveticus*. The differences between the two subspecies are caused neither by altitude nor by climate. Within the subspecies *C. g. nageri* a trend exists to diminish body and skull size with rising altitude and on dry southwards directed slopes.

The period of reproduction at 600 meters lasts from the end of march until the end of september. It begins in the middle of may and ends at the beginning of september at 1700 meters. The litter size is smaller at 1700 meters than at lower

altitudes. The roots of the molars grow faster in the summer than in the winter. Alpine bank voles live longer. At 1700 meters there is only one generation a year, at 400 and 600 meters a spring and a fall generation is recognised.

The bank voles of the surroundings of Zurich and the prealpine region cannot be distinguished in coloration and skull size from voles of south-western Switzerland. The comparison of the results with the dates of other authors does not support the separation of the three subspecies *C. g. helveticus*, *C. g. vesanus* and *C. g. ruttneri*. A bank vole, with a larger and brighter red color stripe on the back than *C. g. helveticus*, exists in the central and north-western parts of the Jura.

13. LITERATUR

- ASDELL, S. A. 1964. *Patterns of mammalian reproduction*. 2nd edition. Cornell University Press, Ithaca, N.Y.
- BAUER, K., F. KRAPP und F. SPITZENBERGER. 1967. *Säugetiere aus Vorarlberg*. Ann. Naturhistor. Mus. Wien 70: 55-71.
- BAUMANN, F. 1949. *Die freilebenden Säugetiere der Schweiz*. Huber, Bern.
- BERGSTEDT, B. 1965. *Distribution, reproduction, growth and dynamics of the rodent species Clethrionomys glareolus (Schreber), Apodemus flavicollis (Melchior) and Apodemus sylvaticus (Linné) in Southern Sweden*. Oikos 16: 132-160.
- BURG, G. von. 1922. *Die Rötelmaus*. Tierwelt 23; Nr. 22.
- 1923. *Die Rötelmaus der Schweiz*. Zoologica palaeartica 1: 64-67.
- CLAUDE, C. 1967. *Morphologie und Altersstruktur von zwei schweizerischen Rötelmauspopulationen, Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780)*. Z. Säugetierkd. 32: 159-166.
- 1968. *Das Auffireten langschwänziger alpiner Formen bei der Rötelmaus Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780), der Waldspitzmaus Sorex araneus Linné, 1758 und der Zwergspitzmaus Sorex minutus Linné, 1766*. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 113: 29-40.
- ELLERMAN, J. R. 1940. *The families and genera of living rodents*. Vol. I, British Museum, London.
- ELLERMAN, J. R. and T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1951. *Checklist of palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946*. British Museum, London.
- FATIO, V. 1862. *Description d'une nouvelle espèce d'Arvicola, le Myodes bicolor*. Rev. Mag. Zool. Genève.
- 1867. *Les campagnols du bassin du Léman*. Genève, Ass. zool. du Léman.
- GODFREY, J. 1958. *The origin of sexual isolation between bank voles*. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh 27: 47-55.
- GRUBER, U. 1966. *Biometrische Untersuchungen an alpinen Rötelmäusen (Clethrionomys glareolus Schreber, 1780)*, Dissertation Univ. München.
- GRUBER, U. und H. KAHMANN. 1968. *Eine biometrische Untersuchung an alpinen Rötelmäusen (Clethrionomys glareolus Schreber, 1780)*. Säugetierkd. Mitt. 13: 310-338.
- HAITLINGER, R. 1965. *Morphological analysis of the Wroclaw population of Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780)*. Acta theriol. 10: 243-272.

- HYVAERINEN, H. 1969. *Die jahreszeitliche Variabilität in der Aktivität der alkalischen Phosphatase des Knochens bei der Rötelmaus (Clethrionomys glareolus Schr.) als Indikator des Wachstums.* Z. Säugetierkd. 34: 109-113.
- KUBIK, J. 1965. *Biomorphological variability of the population of Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780).* Acta theriol. 10: 117-179.
- LEHMANN, E. von. 1962. *Die Säugetiere des Fürstentums Liechtenstein.* Jb. Hist. Verein Fürstentum Liechtenstein 62: 159-362.
- MATTHEWS, L. H. 1952. *British mammals.* Collins, London.
- MAZAK, V. 1963. *Notes on the dentition in Clethrionomys glareolus (Schreber, 1780) in the course of postnatal life.* Säugetierkd. Mitt. 11: 1-11.
- MEYLAN, A. 1966. *Liste des mammifères de Suisse.* Bull. Soc. Vaud Sc. Nat. 69: 233-245.
- MILLER, G. S. 1900. *Preliminary revision of the European redbacked mice.* Proc. Wash. Acad. Sci. 2: 83-109.
- 1912. *Catalogue of the mammals of Western Europe.* British Museum, London.
- MULLEN, D. A. 1968. *Reproduction in brown lemmings (Lemmus trimucronatus) and its relevance to their cycle of abundance.* Univ. Calif. Publ. Zool. 85: 1-24.
- PRYCHODKO, W. 1951. *Zur Variabilität der Rötelmaus Clethrionomys glareolus in Bayern.* Zool. Jb. Syst. 80: 482-506.
- RAUSCHERT, K. 1963. *Sexuelle Affinität zwischen Arten und Unterarten von Rötelmäusen (Clethrionomys).* Biol. Zbl. 82: 653-664.
- SADLEIR, R. M. F. S. 1969. *The ecology of reproduction in wild and domestic mammals.* Methuen, London.
- SCHINZ, H. R. 1844. XLVI. *Neujahrsstück Naturf. Gesellschaft Zürich.* Zürich.
- 1845. *Systematisches Verzeichniss aller bis jetzt bekannten Säugethiere oder Synopsis Mammalium nach dem Cuvier'schen System.* Solothurn. Jent und Gassmann.
- SCHUEPP, M. 1959. *Lufttemperatur. Klimatologie der Schweiz C, 1-14.* Beiheft Ann. Schweiz. Meteorol. Zentralanst. Zürich.
- SCHWARZ, S. S., V. A. POKROVSKI, V. G. ISTCHENKO, V. G. OLENJEV, N. A. OVTSCHINNIKOVA und O. A. PJASTOLOVA. 1964. *Biological peculiarities of seasonal generations of rodents with special reference to the problem of senescence in mammals.* Acta theriol. 8: 11-43.
- SCHWERDTFEGER, F. 1968. *Oekologie der Tiere.* Bd. II: Demökologie. Hamburg, Berlin. Parey.
- SOKAL, R. R. und P. H. A. SNEATH. 1963. *Principles of numerical taxonomy.* San Francisco and London. Freeman.
- STEIN, G. 1956. *Natürliche Auslese bei der Rötelmaus (Clethrionomys glareolus).* Z. Säugetierkd. 21: 84-100.
- STEVEN, D. M. 1955. *Untersuchungen über die britischen Formen von Clethrionomys.* Z. Säugetierkd. 20: 70-74.
- TUPIKOVA, N. V., G. A. SIDOROVA und E. A. KONOVALOVA. 1968. *A method of age determination in Clethrionomys.* Acta theriol. 13: 99-115.
- UTTINGER, H. 1964. *Niederschlag. Klimatologie der Schweiz E, 1-124.* Beiheft Ann. Schweiz. Meteorol. Zentralanst. Zürich.
- WASILEWSKI, W. 1952. *Morphologische Untersuchungen über Clethrionomys glareolus glareolus.* Ann. Univ. M. Curie-Sklodowska, 7: 119-211. (Polnisch m. dt. Zsfg.).
- WEBER, E. 1964. *Grundriss der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner.* 5. Aufl. Jena. Fischer.

- WETTSTEIN, O. von. 1954. *Ueber die Rötelmäuse Oesterreichs*. Säugetierkd. Mitt. 2: 118-124.
- ZEJDA, J. 1955. *Analyse der Frühjahrspopulation der Rötelmaus in der Hohen Tatra*. Zool. a entom. listy 4: 313-328. (Tschechisch m. dt. Zsfg.).
- 1961. *Age structure in populations of the bank vole, Clethrionomys glareolus Schreber 1780*. Zool. listy 10: 249-264.
- 1962. *Winter breeding in the bank vole, Clethrionomys glareolus Schreber*. Zool. listy 11: 309-321.
- 1964. *Development of several populations of the bank vole Clethrionomys glareolus Schreber, in a peak year*. Zool. listy. 13: 15-30.
- 1966. *Litter size in Clethrionomys glareolus Schreber 1780*. Zool. listy 15: 193-206.
- ZIMMERMANN, K. 1937. *Die märkische Rötelmaus. Analyse einer Population*. Märkische Tierwelt 3: 24-40.
- 1950. *Die Randformen der mitteleuropäischen Wühlmäuse*. Syllegomena biologica, Festschrift Kleinschmidt. Leipzig. Geest & Portig; Wittenberg, Ziemsen, 454-471.
-

Experimentelle und histologische Untersuchungen an der Thoraxmuskulatur von *Periplaneta americana* L.

von

Dorothea TEUTSCH-FELBER

Mit 11 Abbildungen

INHALTSVERZEICHNIS

1. EINLEITUNG	482
2. MATERIAL UND METHODE	483
3. UEBERSICHT ÜBER DIE BEARBEITETE MUSKULATUR DER THORAXSEGMENTE	486
A) Anatomie der Adultmuskeln (Abb. 1a-c)	486
a) Beinmuskeln:	
Muskel 178, Metathorax	486
Muskel 136, Mesothorax	486
Muskel 86, Prothorax	488
Muskel 181a, Metathorax	488
b) Direkte Flugmuskeln:	
Muskel 169, Subalarmuskel des Hinterflügels	488
Muskel 128, Subalarmuskel des Vorderflügels	488
c) Beinflugmuskel: Muskel 177c, Metathorax	489
d) Indirekte Flugmuskeln:	
Muskel 155a, Metathorax	489
Muskel 113, Mesothorax	489
Muskel 60, Prothorax	489
Muskel 157, Metathorax	489
B) Fasergrösse der adulten Bein- und Flugmuskeln der 3 Thoraxsegmente.	490
C) Histologische Angaben:	
a) allgemein	491
b) Sarkolemmstruktur von Muskel 178	494

D) Larvalmuskeln:	
a) Anatomie	496
b) Histologische Angaben	497
c) Dickenwachstum	497
4. DENERVATIONEN BEI LARVEN UND IMAGES	
A) Postoperative Entwicklungszeit	499
B) Imaginalstruktur des Coxa-Senkens 178 des Metathorax nach Denervation der Larve	500
C) Denervation von larvalen und imaginalen Muskeln aus dem Innervationsgebiet des Nerven 6 im Metathorax	502
D) Denervation des Beinflugmuskels 177c	506
E) Reaktion verschiedener metathorakaler Muskeln auf den Eingriff in benachbarte und weiter entfernt liegende Innervationsfelder	506
F) Verhalten verschiedener Muskeln von Pro- und Mesothorax auf die Denervationen im Metathorax	509
G) Histologische Angaben zu den durch Denervation geschädigten Bein- und Flugmuskeln	511
5. DISKUSSION DER ERGEBNISSE	
A) Bau und Entwicklung der Muskulatur	512
B) Denervation und Wachstum	513
C) Histologische Ergebnisse	516
6. ZUSAMMENFASSUNG DER ANATOMISCHEN, EXPERIMENTELLEN UND HISTOLOGISCHEN ERGEBNISSE	518
7. LITERATURVERZEICHNIS	520

1. EINLEITUNG

Nach den Arbeiten von KOPEČ (1923), WILLIAMS und SCHNEIDERMAN (1952) und NÜESCH (1952) sind die Muskeln holometaboler Insekten in ihrer Entwicklung von der Nervenversorgung abhängig. Für die Muskulatur hemimetaboler Insekten ist diese Frage trotz vielfacher Bearbeitung nicht entschieden. Eine grössere Zahl von Untersuchungen befasst sich mit der Beinregeneration der amerikanischen Schabe, *Periplaneta americana* L. und verwandten Tieren (BODENSTEIN, 1955/1957/1959; O'FARRELL, 1956; GUTHRIE, 1962; PENZLIN, 1963/1964). Nach BODENSTEIN (1959) ist die Bedeutung des Nervensystems in allen diesen Fällen noch ungeklärt. Die Beobachtungen von WIGGLESWORTH (1956) an den Intersegmentalmuskeln von *Rhodnius prolixus* stimmen damit überein. Keine sichtbare Degeneration der Muskeln bei Images von *Periplaneta* nach deren Denervation fanden ROEDER und WEIANT (1949) und BERANEK und NOVOTNY (1958). Wahrscheinlich

hängen diese Ergebnisse mit den relativ kurzen postoperativen Beobachtungszeiten, die diesen Untersuchungen zugrundeliegen, zusammen.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit war die Prüfung der Wachstumsabhängigkeit der Muskulatur vom Nervensystem bei Hemimetabolen. Dabei wurde Wert auf eine möglichst lange Entwicklungszeit zwischen dem Eingriff ins Nervensystem der Larve und deren Imaginalhäutung gelegt. Die Wahl fiel auf *Periplaneta americana*. Durch die Operation wurden differenzierte, kontraktionsfähige Muskeln getroffen. Bei den Holometabolen dagegen kontrahieren sich die Muskeln erst nach völliger Differenzierung beim Schlüpfen der Imago. Wird die Muskelanlage vor der Imaginalentwicklung in der jungen Puppe denerviert, so entwickeln sich zum Beispiel die grossen Thoraxmuskeln nicht. Die Imago besitzt dann nur eine dünne, quergestreifte Muskelfasern (NÜESCH 1952).

Die Arbeit entstand unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. NÜESCH. Ich danke meinem verehrten Lehrer für die stets anregende Betreuung und das Interesse, das er meinen Experimenten entgegenbrachte.

2. MATERIAL UND METHODE

Als Untersuchungsobjekte dienten mir Larven und Imagines von *Periplaneta*. Die beträchtliche Grösse und die leichte Züchtbarkeit des Tieres wirkten sich auf meine Versuche günstig aus.

Die Grundlage für die anatomischen und experimentellen Untersuchungen bildete die ausführliche Arbeit von CARBONELL (1947) über die Thoraxmuskulatur von *Periplaneta americana*. Bedeutende histologische Angaben über die Muskulatur der amerikanischen Schabe sind bei TIEGS (1954), EDWARDS (1954b), EDWARDS und RUSKA (1956) und SMIT (1958) zu finden. Entsprechende Untersuchungen an anderen Schaben (TIEGS, 1954; PRINGLE, 1947; HAGOPIAN, 1966) können in Hinsicht auf strukturelle Verhältnisse herangezogen werden.

Aufzucht: Die Tiere wurden im Thermostat bei einer optimalen Temperatur von 25°-28° C in mit Drahtnetzen verschlossenen Glasbehältern von 10 cm Höhe und gleichem Durchmesser aufgezogen. Das Futter bestand aus Haferflocken, Puderzucker, Obst und Salat (Zuchtbedingungen der J. R. Geigy AG, Basel). Zahlreiche, im Thermostaten aufgestellte Wasserbehälter und eine in den Zuchtgläsern regelmässig benetzte Sägemehlschicht sorgten für die erforderliche Feuchtigkeit. Angaben über die Biologie von *Periplaneta americana* finden sich bei FISCHER (1927), KLEIN (1933) und GIER (1947).

Nach der Operation hielt ich die Tiere einzeln in kleineren, sterilisierten Gläsern, die mit feuchtem Filtrierpapier ausgelegt waren. Am 1. Tag nach dem Eingriff blieben sie darin ohne Futter, doch wurde öfters das Papier neu angefeuchtet. Zeigten sie sich mehrere Stunden nach der Operation in ihrem Verhalten

noch sehr matt, so setzte ich sie auf einen nassen Wattebausch, was sich mehrfach günstig ausgewirkt hat. Erst 3-4 Tage später wurden sie wieder in den Thermostat zurückgestellt. Operierte Schaben müssen feucht gehalten werden. Kurz nach der Operation bedeutet Wassermangel bei Thermostatterperaturen den sicheren Tod. Dies spricht für die Beobachtung ROBINSONS (1928), dass operative Eingriffe den Wasserhaushalt der Insekten empfindlich stören.

Operationsalter: Wie bei zahlreichen anderen Insektenarten ist eine eindeutige Bestimmung der Larvenstadien von *Periplaneta* schwierig. Durchschnittlich sind bei der amerikanischen Schabe 10 Larvenstadien zu verzeichnen (GIER, 1947). 1-2 zusätzliche Stadien sind nach DRESCHER (1958) keine Seltenheit. Für meine Versuche hielt ich mich an die Grössenangaben von GIER (1947). Die meisten Larven wurden im 5. Stadium denerviert, einige wenige im 6. Insgesamt operierte ich 85 männliche und weibliche Tiere.

Narkose: Zur Narkose verwendete ich ausschliesslich CO_2 . 15 Minuten vor der Operation wurden die Tiere in ihren Gläsern stark mit dem Gas überströmt, damit die Vollnarkose möglichst schnell eintrat. Bei schwachem Ueberströmen mit CO_2 dehnt sich das durch motorische Unruhe gekennzeichnete Erregungsstadium zu lange aus, was zu Beinamputationen an Tibia oder Trochanter führen kann.

Operation: Zur Operation wurden die Schaben in eine mit CO_2 durchströmte Schale auf den Rücken gelegt, befestigt und die metathorakalen Beine mit Haken stark gespreizt. In dieser Position war der zu entfernende Nerventeil, wenigstens bei Nerv 5, bereits von aussen erkennbar. Durch einen Längsschnitt in die Cuticula neben der Körpermedianen wurde das Ganglion freigelegt, sodass der Nerv in unmittelbarer Nähe desselben durchschnitten werden konnte. Der Nerv wurde ausserdem dicht vor seinem Eintritt in die Coxa durchgetrennt. Das zwischen den beiden Schnittstellen liegende, meist ziemlich grosse Nervenstück wurde herausgenommen. Auf diese Weise entfernte ich einseitig je nach Versuchsreihe die Nerven 4, 5 oder 6 des metathorakalen Ganglions. Durch diesen Eingriff sollte die Nervenregeneration, die bei Larven und Imagines von *Periplaneta americana* sehr rege verläuft (BODENSTEIN, 1955, 1957) verhindert werden. Exstirpation des ganzen metathorakalen Ganglions war für meine Versuche unmöglich, weil die Tiere wegen des gelähmten Abdomens die nächste Häutung nicht überstehen. Als weitere Sicherung gegen die Regeneration der Nerven zog ich das distale Nervenende nach dem Schnitt ruckartig aus der Coxa heraus. Bei verschiedenen Tieren gelang der Doppelschnitt und damit die Entfernung des Nervenzwischenstücks nicht gleich bei der ersten Operation. In all diesen Fällen regenerierte der Nerv in wenigen Wochen (30-35 Tage), was Nachoperationen erforderlich machte. Bei Nerv 5 war das Regenerat von aussen feststellbar.

Ein spezieller Wundverschluss erwies sich als unnötig, da sich bei *Periplaneta* die Wunde durch ein Blutgerinnsel nach ungefähr einer halben Stunde ein erstes Mal schliesst. Schon während der Operation zeigte die grössere Wunde über dem Ganglion stets die Tendenz zu verkleben, indem Lympheflüssigkeit austrat, die in kurzer Zeit geronnen war und dadurch das Operationsfeld unübersichtlich machte. Den operierten Schaben wurde daher die entfernte Haut über die Wunde zurückgeklappt und das betreffende metathorakale Bein leicht an den Körper angedrückt. Die Feststellung von FRANKE (1957), dass durch längere, intensive CO₂-Überströmung die Gerinnungsfähigkeit des Blutes von *Periplaneta* herabgesetzt wird, kann ich nicht bestätigen.

Verhalten der Tiere nach der Operation: Spätestens 4 Tage nach der Operation ist das Verhalten der Larven völlig normal. Die Beweglichkeit des metathorakalen Beines der Operationsseite erscheint auch bei N5-Schnitt nicht beeinträchtigt. Adult entsprechen die operierten Tiere in den verschiedenen Körpermassen den von GIER (1947) angegebenen normalen Imaginalwerten. Ihr allgemeines Wachstum ist also normal. Auffällig ist die Narbe an der Operationsstelle beim Ganglion. Sie besteht bei den meisten Imagines aus einem grösseren, schwarzen Chitinleck. Dieselbe Beobachtung machte ERMING (1939) ebenfalls an *Periplaneta americana*, nachdem er an Larven Schnitte ins Chitin vorgenommen hatte. Der Autor führt die Melanisierung der Narbe auf Degeneration von Lymphozyten zurück. Bei seinen Versuchen blieb diese Färbung jedoch nie länger als eine Larvenperiode bestehen.

Mortalität: In den ersten Tagen nach der Operation und durch Schwierigkeiten bei den nächstfolgenden Häutungen starben insgesamt 28% der Tiere. Die verhältnismässig hohe Sterblichkeit bei der N6-Gruppe ist wahrscheinlich auf den besonders schwierigen Eingriff zurückzuführen (15%).

Fixierung: Alle operierten Larven wurden als Imagines fixiert. Die längste postoperative Beobachtungszeit betrug 556 Tage. Die operierten Adulttiere lebten durchschnittlich 190 Tage bis zu ihrer Fixierung. Zur Fixation verwendete ich ausschliesslich das Gemisch von Bouin-Dubosq. Die Tiere wurden über Methylbenzoat in Paraffin eingebettet. Die Schnittdicke von Quer- und Längsschnitten der verschiedenen Muskeln betrug 7 μ . Nur die Querschnitte der dicksten Muskelpartie wurden ausgewertet.

Färbungen: Sämtliche histologischen Präparate wurden mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt. Zur Auszählung der Muskelkerne verwendete ich Totalpräparate larvaler und adulter Muskelfasern, die mit Eisenhämatoxylin nach Weigert behandelt worden waren.

Auswertung: Für die Darstellung der histologischen Strukturen benützte ich den Zeichenspiegel „Wild Heerbrugg“. Die so gezeichneten Faserquerschnitts-

flächen wurden planimetrisch ausgemessen (total 8500 Messungen). Die imaginalen Faserflächenmittelwerte basieren überall auf 100-300 Werten von 6-12 Tieren. Den larvalen Mittelwerten liegen meist 100, in wenigen Fällen 75 Werte zugrunde. Die Faserzahl wurde am Muskelquerschnitt ermittelt. Die Muskelmasse lässt sich aus den Mittelwerten von Faserzahl und Faserquerschnittsfläche errechnen. Die Prozentzahlen beziehen sich überall auf die Adultwerte nicht operierter Muskeln. Das gesamte Zahlenmaterial kann an der Zoologischen Anstalt Basel eingesehen werden.

3. ÜBERSICHT ÜBER DIE BEARBEITETE MUSKULATUR DER DREI THORAXSEGMENTE

Die Thoraxmuskulatur der amerikanischen Schabe weicht in mancher Hinsicht stark von dem von SNODGRASS (1935) aufgestellten anatomischen Plan für ein Fluginsekt ab (CARBONELL, 1947). Die Gruppe der vertikalen Tergo-Sternalmuskeln zum Beispiel, die im Pterothorax anderer Insekten meist mächtig entwickelt ist, fällt ganz aus. Ein funktioneller Ersatz durch andere Muskeln ist nicht vorhanden (SNODGRASS, 1935). Die dorsolongitudinalen und dorso-lateralen Flugmuskeln sind im Vergleich zu anderen Insekten schwach entwickelt. *Periplaneta* bewegt sich hauptsächlich schnell laufend fort. Entsprechend stark und zahlreich sind die Muskeln zur Bewegung der Beine ausgebildet. Von den 36 Muskeln des Metathorax wirken nach Snodgrass nur 3 als direkte Flugmuskeln. Histologisch sind Bein- und Flugmuskeln von gleicher Struktur, wie es auch TIEGS (1955) beschrieben hat. Die elektronenoptischen Untersuchungen von EDWARDS (1954b) stimmen damit überein.

Die Muskeln für die Denervationsversuche wählte ich nach deren Funktion aus. Von den 11 untersuchten Muskeln liegen 6 im Metathorax, 3 im Mesothorax und 2 im Prothorax. Die Muskeln der Segmente 1 und 2 sind denen von Segment 3 homonom. Nach PIPA/COOK (1959) gehen von allen 3 Thoraxganglien der amerikanischen Schabe 7 Nervenpaare aus. Davon innervieren die Nerven 3, 4, 5 und 6 die Beinmuskulatur (DRESDEN/NIJENHUIS, 1955). Die zu meinen Experimenten herangezogenen Muskeln gehören in die Innervationsgebiete 2, 4, 5 und 6. Alle Nerven innervieren eine grössere Zahl von Muskeln mit ganz verschiedenen Funktionen. Eine Ausnahme hiervon bildet der Nerv 4, der, abgesehen von 2 kleineren Beinmuskeln, nur den mächtigsten, in mehrere Teile gegliederten Muskel des Beins und des Metathorax 177 innerviert.

A) Anatomie der adulten Muskeln

- a) *Beinmuskeln*: Muskel 178, Methathorax
Muskel 136, Mesothorax

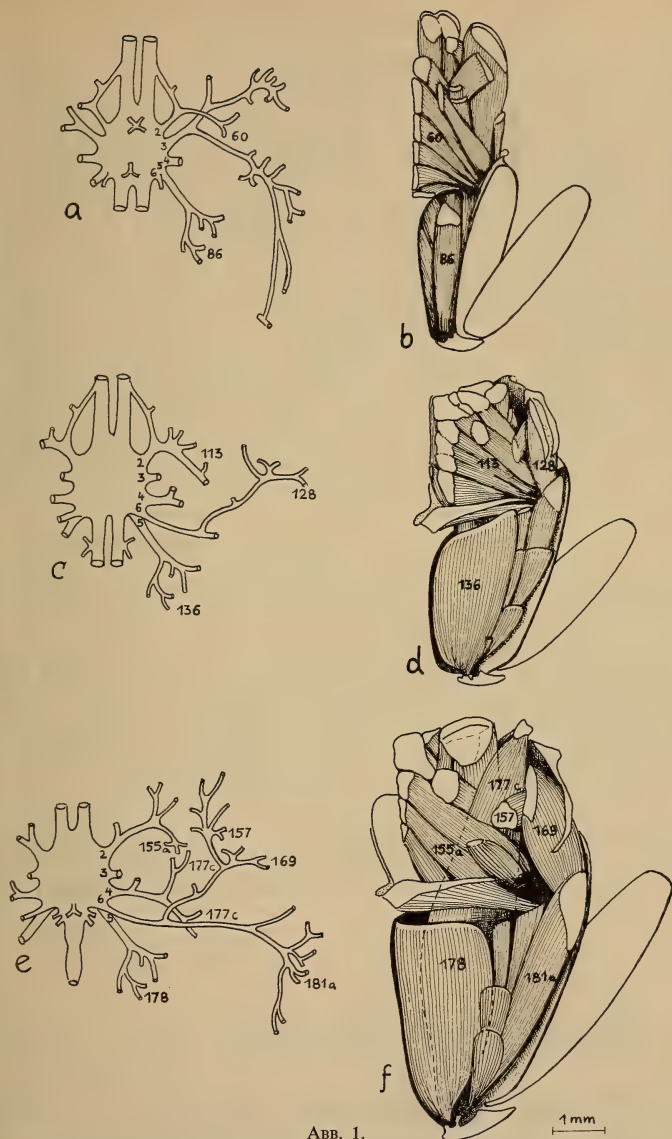


ABB. 1.

Übersicht über die untersuchte Muskulatur aus den drei Thoraxsegmenten von *Periplaneta americana*

a, b: Prothorax c, d: Mesothorax e, f: Metathorax
(Muskulatur nach CARBONELL (1947), verändert;
Innervation nach PIPA/COOK (1959), verändert)

Muskel, 86 Prothorax
Muskel 181a, Metathorax

Muskel 178 ist zwischen der hinteren Wand der Coxa und einer an der proximalen Hinterseite des Trochanters befestigten Sehne ausgespannt. In der Nähe des Sehnenansatzes hat er 318 Fasern (274-332), deren Querschnittsflächen im Mittel je $325 \mu^2$ ($s = \pm 97 \mu^2$) messen. Beim Muskelursprung an der Coxa-Wand beträgt die Faserzahl 870 (643-1050) und die Faserfläche $396 \mu^2$ ($s = \pm 162 \mu^2$). Die den ganzen Muskel durchlaufenden Fasern sind im Durchschnitt 6,2 mm lang (6,1-6,4 mm). Die Masse der Fasern vermehrt sich zwischen Ursprung und Ansatz des Muskels um 18%; ihre Zahl erhöht sich dabei um 63%. Auf mittlerer Muskellänge sind mit 754 Fasern bereits 87% der Faserzahl des Coxa-Senkers an seiner Ursprungsstelle erreicht. Diese starke Faservermehrung ist zur Hauptsache durch die am Ansatzpunkt auf der ventralen Seite des Muskels vorhandene, kleine Innensehne bedingt, die nur bis in die halbe Muskellänge reicht. Der Coxa-Senker 178 besteht also anatomisch aus zwei verschiedenen Elementen. Dorsal stellt er ein breites, flaches Muskelband mit Fasern dar, die den ganzen Muskel durchziehen. Ventral verbirgt sich beim Muskelansatz am Trochanter eine Innensehne, sodass der Muskel hier fiederförmig ist. Nach dem Auslaufen des Fiederteils vermehren sich die Fasern durch Längsspaltung nur noch um 12%. Die Gesamtquerschnittsfläche von Muskel 178 (Faserzahl \times Faserquerschnittsfläche) bei seinem grössten Durchmesser kurz vor seiner Ursprungsstelle an der hinteren Coxa-Wand misst $0,344 \text{ mm}^2$.

Gleich aufgebaut wie Muskel 178 sind dessen homonome Muskeln im Meso- und Prothorax. An seiner Ursprungsstelle erreicht der Coxa-Senker 136 des 2. Segmentes 867 Fasern (824-915) und einen Gesamtquerschnitt von $0,272 \text{ mm}^2$. Der prothorakale Muskel 86 ist von geringerer Faserzahl und -dicke (Gesamtquerschnitt in der Nähe der dorsalen Coxa-Wand: $0,109 \text{ mm}^2$).

In die Reihe der untersuchten Beinmuskeln gehört auch der als Beinheber funktionierende Muskel 181a im Metathorax, der seitlich an der dorsalen Coxa-Wand entspringt und dort aus 375 Fasern (306-435) besteht (Gesamtquerschnitt: $0,069 \text{ mm}^2$). Er inseriert an einer mit dem distalen Teil des Trochanters verbundenen Sehne.

b) *Direkte Flugmuskeln:*

Muskel 169, Subalarmuskel des Hinterflügels
Muskel 128, Subalarmuskel des Vorderflügels

Von den 3 Muskeln des Metathorax, denen Snodgrass direkte Flugfunktionen zuschreibt, ist Muskel 169, der Flügeldepressor und -extensor, bei weitem der mächtigste. In Form von 2 dicken Strängen entspringt er oben und unten am

Meron und setzt breit am Subalare an. Abbildung 1c zeigt nur den dorsalen, längeren Strang, dessen Fasern 4,3 mm (4,0-4,5 mm) lang sind. Der adulte Muskel 169 lässt im Querschnittsbild eine deutliche Gruppierung der Fasern zu Bündeln erkennen (Abb. 10). Unten am Meron sind es ungefähr 21 Bündel, die im Mittel aus 20 Fasern (6-58) bestehen. Die Stärke der Fasern variiert sehr stark. Neben dünnen Fasern von $90 \mu^2$ kommen dicke von $760 \mu^2$ und mehr Fläche vor, deren Querschnittsbild durch Einwüchse des Sarkolemm und eine rundliche Form gekennzeichnet ist. Die gleichen Erscheinungen am Sarkolemm, nur weniger ausgeprägt, weisen alle Fasern auf, deren Querschnittsfläche grösser als $400 \mu^2$ ist. Kurz vor dem Ansatz am Subalare zählt Muskel 169 zwischen 39 und 46 Bündel, die im Mittel 18 Fasern (9-50) enthalten. Die Muskelquerschnittsfläche (Faserzahl x Faserquerschnittsfläche) beträgt hier $0,855 \text{ mm}^2$.

Muskel 128 im Mesothorax entspricht 169 in der anatomischen Lage und besteht vor seinem Ansatz am Subalare aus etwa gleichviel Fasern wie dieser (844 Fasern, (669-1037) bei 128 gegenüber 832, (571-991) bei 169). Der grösste Gesamtquerschnitt des Muskels beträgt $0,452 \text{ mm}^2$.

c) *Beinflugmuskel: 177c, Metathorax*

Muskel 177c gehört zu dem aus 5 Aesten bestehenden Hauptbeinsenker. Der Ast c hat neben seiner Funktion als Depressor adult noch bedeutende Flugfunktionen und entspricht nach Snodgrass dem Pronator- Extensor des Hinterflügels anderer Insekten. Er entspringt am Basalare und ist mit den anderen 4 Ästen durch eine gemeinsame Sehne mit dem Trochanter verbunden. Die Querschnittsfläche der dicksten Muskelpartie misst $1,041 \text{ mm}^2$ und ist im Mittel aus 802 Fasern (686-914) zusammengesetzt. Die den ganzen Muskel durchziehenden Fasern sind 11,7 mm (11,3-11,8) lang.

d) *Indirekte Flugmuskeln:*

Muskel 155a, Metathorax

Muskel 113, Mesothorax

Muskel 60, Prothorax

Muskel 157, Metathorax

Der dorsolaterale Flugmuskel 155a ist ein breites Faserbündel, das nahe der Medianlinie des Tergums entspringt und seitlich an der Vorderkante des 1. Abdominaltergums ansetzt (Faserzahl am Ursprungsort: 314, 201-390; Gesamtquerschnitt: $0,128 \text{ mm}^2$).

Muskel 113 des Mesothorax besteht im Mittel aus 456 Fasern (398-571). Sein Gesamtquerschnitt nahe der Mittellinie des Tergums beträgt $0,148 \text{ mm}^2$.

Der prothorakale Muskel 60 ist fächerförmig und wesentlich kleiner als seine homonomen Muskeln der beiden hinteren Segmente (Muskelquerschnittsfläche: $0,092 \text{ mm}^2$; Faserzahl: 323, 211-419).

Der Tergopleuralmuskel 157 des Metathorax ist ein breites, mächtiges Band, das sich seitlich vom Tergum zur oberen Kante der Pleura erstreckt und im Mittel aus 375 Fasern besteht (Gesamtquerschnitt: $0,142 \text{ mm}^2$). Seine Faserzahl schwankt zwischen 288 und 558, wohl weil beim Herauspräparieren dieses Muskels leicht Schwierigkeiten auftreten und Fasern dabei verlorengehen.

B) *Fasergrösse der adulten Bein- und Flugmuskeln*

Wie aus Querschnittsbildern ersichtlich ist, unterscheiden sich die Fasern aller Muskeln stark in Form und Grösse (Abb. 2). Sie lassen sich jedoch an Hand von 100-300 planimetrisch gemessenen Faserquerschnittsflächen pro Muskel in gemeinsame Grössenklassen einteilen.

Die Einteilung basiert auf einer geometrischen Reihe, indem jede Klasse die vorhergehende um einen Drittel übertrifft. So entstehen insgesamt 7 verschiedene Grössenklassen.

- Kl. 1: 0- 117 μ^2
- 2: 118- 274 μ^2
- 3: 275- 481 μ^2
- 4: 481- 758 μ^2
- 5: 759-1146 μ^2
- 6: 1147-1662 μ^2
- 7: 1663-2350 μ^2

Aus der verschiedenen Klassenaufteilung ergibt sich die Muskelcharakteristik. Die Fasern von Muskel 178 des Metathorax gehören zu den Klassen 1-5, vorwiegend jedoch zur Klasse 3. Die Klassen 6 und 7 sind unbesetzt. Die Fasern des metathorakalen Muskels 155a sind ebenfalls auf die Klassen 1-5 beschränkt. Ihre Verteilung auf die Grössenklassen ist der von Muskel 178 sehr ähnlich. Die gleiche Übereinstimmung der Faserbilder ergibt sich für die den Muskeln 178 und 155a homonomen Muskeln des Meso- und Prothorax. Interessanterweise bestehen auch die bedeutend kleineren prothorakalen Muskeln aus etwa gleichviel Fasern der Klasse 3 wie die metathorakalen.

Bei den direkten Flugmuskeln von Meta- und Mesothorax und bei dem nur im Metathorax gemessenen Beinflugmuskel ist die Mehrzahl der Fasern grösser als die der Klasse 3. Beim Beinflugmuskel 177c zum Beispiel gehören 19% der Fasern in die 5., 47% in die 6. und 18% in die 7. Klasse. Klasse 4 ist wesentlich schwächer besetzt und Klasse 3 nur mit Einzelwerten. Beim Subalarmuskel 169 enthalten neben der 5. Klasse mit 37% auch 4 und 6 eine grössere Zahl an Fasern.

Der mesothorakale Muskel 128 gibt weitgehend die Zahlenverhältnisse des Beinmuskels 136 des 2. Segmentes wieder, nur dass hier die Fasern durchschnittlich um 1 Grössenklasse dicker sind.

Adultmuskeln	%Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
178/Th3	2	23	46	26	3	0	0
155a/Th3	1	19	48	26	6	0	0
136/Th2	2	37	49	12	0	0	0
113/Th2	3	34	51	12	0	0	0
86/Th1	3	47	47	3	0	0	0
60/Th1	2	46	48	4	0	0	0

Adultmuskeln	%Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
169/Th3	0	0	8	21	37	28	6
128/Th2	0	9	36	44	8	3	0
177c/Th3	0	0	4	12	19	47	18

Gemeinsam mit dem Coxa-Senker 178 haben die Muskeln 177c, 169 und 128 die Verteilung ihrer Fasern auf fünf aufeinanderfolgende Grössenklassen.

Zusammenfassend lässt sich sagen, dass bei keinem Muskel alle Faserklassen vorhanden sind. Für die metathorakalen Muskeln sind es meist 5 und für die Muskeln der beiden vorderen Segmente häufig nur 4 hintereinanderfolgende Klassen. Die Klassen 5-7 sind nur bei denjenigen Muskeln des Metathorax stark besetzt, die nach Snodgrass spezielle Flugfunktionen ausüben.

C) Histologische Angaben

a) Allgemein:

Die Fasern aller untersuchten Muskeln entsprechen dem von TIEGS (1954) für *Blatella germanica* beschriebenen Tubulärmuskel. Lamellenförmige Fibrillenreihen ragen vom Faserrand gegen das Zentrum, das bei Fasern, deren Querschnittsfläche mehr als $220 \mu^2$ misst, aus einem Plasmahof besteht. Erst bei Fasern mit grösserer Querschnittsfläche zeigt der Plasmahof die rundliche bis vieleckige Form, was zu der von SMIT (1958) beschriebenen Felderstruktur der Fasern

führt (Abb. 2). Zahlreiche Fasern sind aber auch nahezu rechteckig, wobei viele Lamellen von einer zur anderen Längsseite durchlaufen (Abb. 4).

Im Lamellenrand lassen sich deutlich 2 Typen von Fibrillenreihen unterscheiden, die meist streng voneinander getrennte Gruppen bilden. Bei der einen Gruppe (Typus 1) sind sie übersichtlich angeordnet und bei allen untersuchten

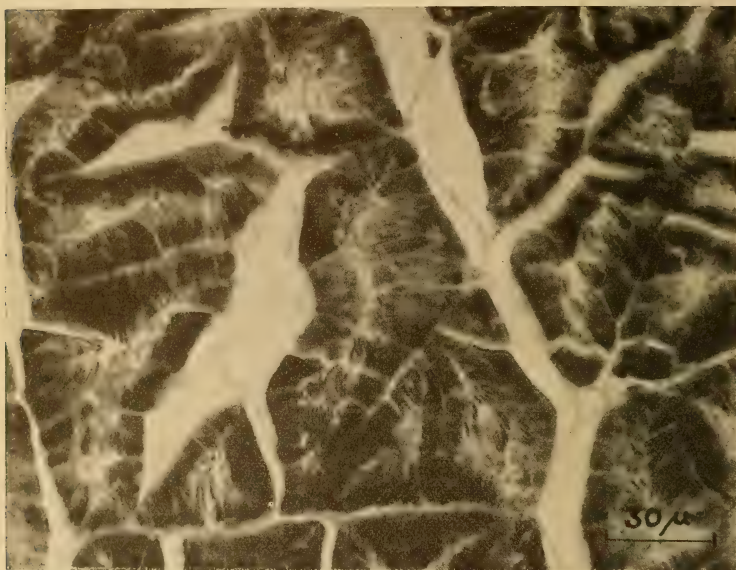


ABB. 2.

Querschnitt durch den adulten Dorsolateralmuskel 113 des Mesothorax

Muskeln von Meta-, Meso- und Prothorax in gleicher Zahl pro Längeneinheit des Faserrandes vorhanden (11 auf $10\ \mu$). Die Einzellamelle ist aussen etwa $0,7\ \mu$ dick; im Faserinnern aber wesentlich dicker. PRINGLE (1957) gibt die Lamellendicke am Faserrand bei *Blattella germanica* mit $0,5\ \mu$ an. In der Länge variieren die Lamellen zwischen 5 bis $24\ \mu$. Die Lamellen der andern Gruppe (Typus 2) sind viel kleiner (im Mittel 16 auf $10\ \mu$), durchschnittlich $0,5\ \mu$ dick und $5\ \mu$ lang (Abb. 3). Die angegebenen Werte sind eher Schätzwerte. Auch diese Gruppe findet sich bei allen Muskeln der 3 Thoraxsegmente.

Die Zellkerne liegen grösstenteils an der Peripherie, direkt unter dem Sarkomem, bisweilen aber auch im zentralen Plasmahof oder zwischen den Lamellen.

Kernzahl: Die Fasern sind mehrkernig. Auf 100 μ Faserlänge weist der adulte Coxa-Senker 178 durchschnittlich 3-6 Kerne auf. Für eine den ganzen Muskel durchlaufende Faser ergibt sich eine mittlere Gesamtkernzahl von 223 (219-230). Die Kerne sind meistens langgestreckt (durchschnittliche Länge: 26 μ , 17-30 μ). Die Kernzahl und -form des Subalarmuskels 169 und des Beinflugmuskels 177c — ebenfalls an 50 Fasern bei gleicher Masseinheit festgestellt — unterscheidet sich nicht wesentlich von der des Muskels 178 (im Mittel 3,7 Kerne/169; 3,8/177c).

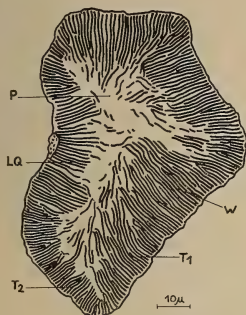


ABB. 3.

Adulte Faser:

T₁: Lamellenartige Fibrillenreihen; Typus 1

T₂: Lamellenartige Fibrillenreihen; Typus 2

LQ: Lamellenartige Fibrillenreihen; entstanden durch Querspaltung der Lamellen des Typus 1

W: Wachstumszone grösster Intensität: zahlreiche Längsspaltungen der Lamellen gegen die Peripherie zu

P: Plasmahof

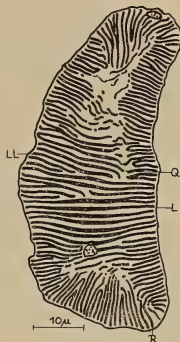


ABB. 4.

„Rechteckige Faserform“

L: Von einer Längsseite zur anderen durchlaufende Lamellen

Q: Querspaltung der durchlaufenden Lamellen führt zur Bildung des peripheren Fibrillenkranzes und des Plasmahofes

LL: Lamellen werden durch Längsspaltungen nach aussen hin dünner

R: Abgebogener Richtungsverlauf der Lamellen

Querstreifung: Von EDWARDS (1954b) liegen elektronenmikroskopische Untersuchungen vor über die Unterteilung der Sarkomere bei der indirekten Flugmuskulatur und der Beinmuskulatur der amerikanischen Schabe. Der Verfasser gibt die durchschnittliche Sarkomerenlänge für den Dorsolongitudinalmuskel mit 4,19 μ und für den Femurmuskel mit 4,33 μ an. Nach meinen Messungen ist die Sarkomerenlänge von 178 4,1 μ und die von 169 und 177c 4,7 μ . Von den Querlinien ist im Lichtmikroskop meist nur die Z-Scheibe deutlich wahrnehmbar. Im Dilationszustand sind beim A-Band an der Begrenzung zu den J-Bändern Zonen mit dichter gelagertem Material zu erkennen (Abb. 5).

b) *Sarkolemmstrukturen des Coxa-Senkers 178:*

Das die Muskelfaser umhüllende Sarkolemm greift in regelmässigen Abständen in die Querlinie Z ein, was in zahlreichen Arbeiten, sowohl über Vertebraten- als auch über Insektenmuskulatur, bestätigt wird (ENGELMANN, 1873; MARCEAU,

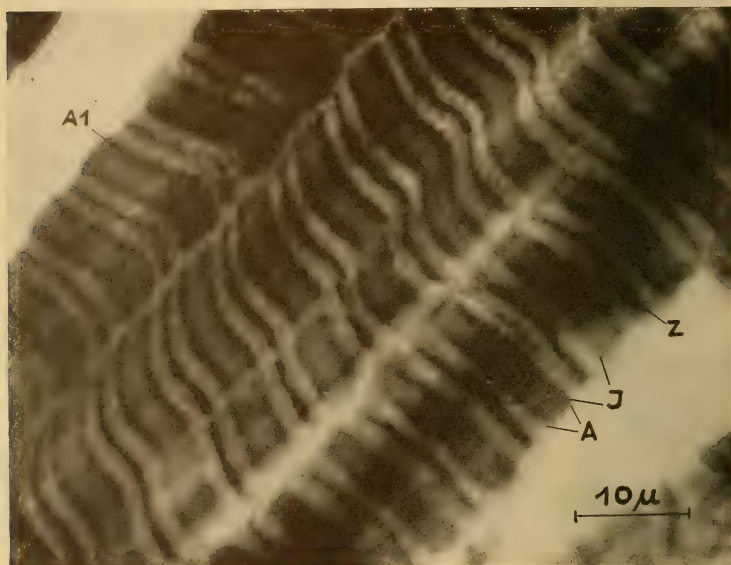


ABB. 5.

Längsschnitt durch den Beinmuskel 181a des Metathorax, Imago:
 Querstreifung; Z: Z-Membran J: J-Band A: A-Band
 A₁: Zonen mit dichter gelagertem Material

1903; HOLMGREN, 1908; BALDWIN, 1913; VON BOGA, 1937; CIACCIO, 1938). Die Autoren TIEGS (1954), EDWARDS (1954b), EDWARDS und RUSKA (1956) und PIPA und COOK (1958) stimmen darin überein, dass die periodischen Verzahnungen des Sarkolemm in die Muskelfaser auf der Höhe der Z-Membran zur Struktur des Insektenmuskels mit langsamer Kontraktion (slow-muscle) gehören. Der als Coxa-Senker funktionierende Beinmuskel 178 ist nach BECHT und DRESDEN (1956) eindeutig ein Muskel von schneller Kontraktion (fast muscle). Bei ihm erscheinen jedoch in Längsschnitten, welche in Hämatoxylin-Heidenhain gefärbt wurden,

deutlich die oben für den Muskel mit langsamer Kontraktion als typisch angegebenen Strukturmerkmale. Von den bisherigen Beobachtungen am Insektenmuskel abweichend ist auch die Feststellung, dass diese Sarkolemmverzahnungen in einer stärkeren und einer schwächeren Form vorkommen; zwei stärkere sind immer durch eine gewisse Anzahl schwächerer voneinander getrennt. Beim



ABB. 6.

Sarkolemmstrukturen der Fasern des metathorakalen Beinmuskels 178; Imago; Totalpräparat. SV: Verzahnung des Sarkolems in die Z-Membran
Z: Z-Membran

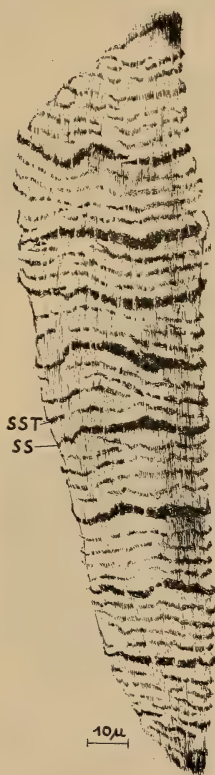


ABB. 7.

Muskelfaser von Muskel 178 (adult), angefärbt mit Hämatoxylin-Heidenhain; SST: Verzahnung des Sarkolems in die Z-Membran; schwache Form
SS: Verzahnung des Sarkolems in die Z-Membran; starke Form

adulten Muskel 178 befinden sich zwischen 2 starken Verzahnungen im Mittel 12-15 Sarkomere (50-60 μ), an einzelnen Stellen sogar bis zu 40 Sarkomeren (172 μ). Die Zahl der Sarkomere zwischen den beiden starken Querbändern ist auch abhängig von der Lage auf der Muskelfaser und deren Grösse. Am Faseranfang sowie auf dünneren Fasern zählt das Zwischenstück meist nur 5-7 Sarkomere (22-30 μ) (Abb. 7). Im Totalpräparat sind die schwachen Sarkolemmverzahnungen kaum zu erkennen (Abb. 6).

D) Larvalmuskeln

a) Anatomie:

Die anatomische Lage der larvalen Muskeln ist die gleiche wie diejenige der Adultmuskeln (vergl. Kap. A). In der halbwüchsigen Larve (Ende Larvenstadium 5) erreichen die metathorakalen Beinmuskeln 178 und 181a mehr als 80% ihrer

adulten Faserzahl. Gleiches Verhalten zeigt der Beinflugmuskel 177c. Alle andern sind noch weniger weit entwickelt, bestehen aber mit Ausnahme der Subalarmuskeln (z.B. 24% bei 169) aus mehr als 65% der Imaginalzahl.



ABB. 8.

Faserspaltung in der halberwachsenen Larve

Auch im Dickenwachstum unterscheiden sich zu diesem Zeitpunkt die Fasern der einzelnen Muskeln sehr stark. Die von Muskel 178 erreichen 84% der Grösse der Imaginalfasern. Die metathorakalen Muskeln 181a und 155a, die mesothorakalen Muskeln 136 und 113 und die prothorakalen Muskeln 86 und 60 sind in ihrem Dickenwachstum dem Muskel 178 ähnlich. Der direkte Flugmuskel 169 des Metathorax weist im 5. Larvenstadium 37% und der homonome Muskel 128 des Mesothorax erst 17% der adulten Fasergrösse auf. Muskel 157 liegt um wenige Prozente höher als Muskel 169. Der Wachstumsrhythmus

beider Subalarmuskeln weicht somit deutlich von demjenigen der reinen Beinmuskulatur ab. Der Beinflugmuskel 177c kann aufgrund seiner Faserzahl zum Entwicklungstyp 178 gerechnet werden; im Gegensatz zu diesem wachsen aber seine Fasern während der späteren Larvenstadien noch sehr stark in die Dicke.

b) *Histologische Angaben:*

Die larvalen Fasern des 5. Stadiums sind weitgehend gleich gebaut wie die adulten. Da sich die Fasern in diesem Stadium stark aufspalten und vermehren, ist die einzelne Faser oft schwer abzugrenzen (Abb. 8). Nach Abschluss des Spaltungsprozesses verfügt die larvale Faser über einen geschlossenen Lamellenkranz am Faserrand, der wie bei der adulten Faser aus 2 Gruppen von Fibrillenreihen besteht. Die eine Gruppe ist auch hier von aufgelockerter Struktur und weist bei allen untersuchten Muskeln im Mittel 11 Fibrillen pro 10 μ Randlänge auf. Die Dicke der Lamellen entspricht dem adulten Wert, ihre Länge hingegen nicht (grösste gemessene Länge: 13 μ). Die zweite Gruppe umfasst wesentlich kleinere Lamellen (durchschnittliche Länge: 4 μ). Abzählungen am Faserrand sind wegen der sehr geringen Abstände zwischen den Lamellen unmöglich. Der Plasmahof ist bei den meisten Fasern erst in Ausbildung begriffen. Die Kerne liegen wie bei der adulten Faser meist unter dem Sarkolemm, zum Teil aber auch innerhalb der Fibrillen.

Kernzahl: Die Kernzahl wurde bei den metathorakalen Muskeln 178, 169 und 177c bestimmt. Pro 100 μ Faserlänge weist der Coxa-Senker 178 4,4, der Subalarmuskel 169 4,2 und der Beinflugmuskel 177c 4,1 Kerne auf. Die Gesamtkernzahl für eine, den ganzen Muskel 178 durchlaufende Faser von rund 3,4 mm Länge, beträgt 150 (67% der Imaginalzahl). Die langgestreckten Kerne messen im Mittel 23 μ .

c) *Dickenwachstum:*

Die Fasern vermehren sich während der ganzen Larvalzeit durch Längsspaltung, wobei die Mehrzahl bis zum Ende des 6. Stadiums gebildet wird. Die zur Spaltung ansetzende Faser unterscheidet sich von den übrigen durch ihre rundliche Form, ihre beträchtliche Grösse — durchschnittlich 650 — 1340 μ^2 — und ihre Innenstruktur. Die Fasern sind prall gefüllt mit lamellenartigen Fibrillenreihen, die aus der Fasermitte nach der Peripherie ausstrahlen und durchgehend gleich dick sind. Lamellenlängsspaltungen sind hier äusserst selten, auch der Plasmahof fehlt, (Abb. 9a). Durch das ins Innere der Faser vordringende Sarkolemm wird ein Teil des Faserrandes mit in die Faser hineingeschoben. Die vorher geradlinig von innen nach aussen verlaufenden Lamellen werden dadurch gestaucht und mehrmals verbogen. Lediglich entlang des sich einschiebenden Sarkolemm und an der Faserperipherie sind lamellenförmige Fibrillenreihen in grösserer Zahl erkennbar (Abb. 9b). Durch Querspaltung teilen sich die stark gestauchten Lamellen im Faserinnern in viele kleine Stücke (durchschnittliche Länge: 3 μ). Dadurch entstehen die im Plasmahof liegenden Lamellenbündel, die jede grössere Faser neben dem peripheren Lamellenkranz enthält (Abb. 9c). Eine Faser teilt sich in der Regel 1-2 mal. Jede Tochterfaser besteht unmittelbar nach

der Spaltung aus einem Lamellenstück des peripheren Kranzes der Ursprungsfaser. Häufig ist zu beobachten, dass sich die Fibrillenreihen mit dem nachfolgenden Faserwachstum verlängern und auf ihrer ursprünglichen Innenseite durch Querspaltung kleine Stücke von 3-4 μ Länge abtrennen. Auf diese Weise bilden die Fasern einen grossen Teil ihres lamellären Fibrillenkranzes. An der Neubildung des Kranzes sind aber auch andere Fibrilleneinheiten beteiligt. Die sich teilende Faser zeigt entlang des sich einschiebenden Sarkolemm's Reihen

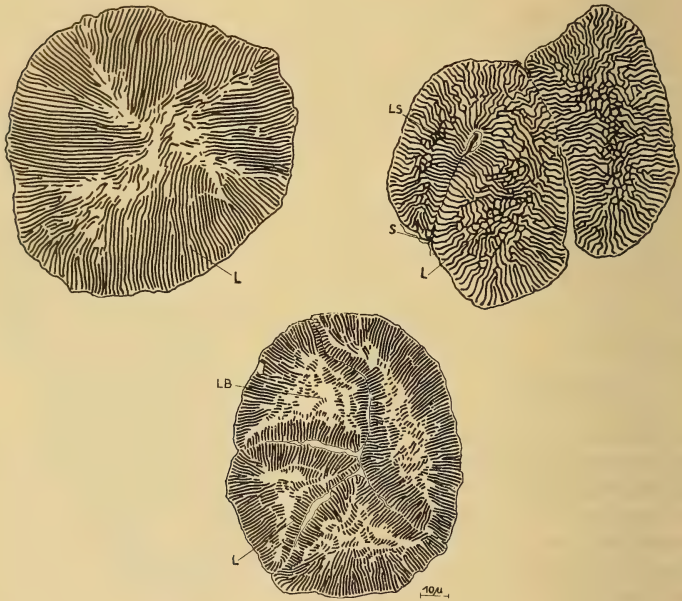


ABB. 9.

Faserteilung

- 9a) Faser (Querschnitt) vor der Teilung:
 L: Lamellen durchgehend gleich dick
- 9b) Faser (Querschnitt) in Teilung:
 S: Sarkolemm, in die Faser einwachsend
 L: Lamellen des peripheren Kranzes, durch das einwachsende Sarkolemm in die Faser hineinverlagert, mit Querspaltungen in der Randzone
 LS: gestauchte Lamellen im Faserinnern
- 9c) Ursprungsfaser, in 4 Tochterfasern aufgeteilt
 L: Lamellen, entstanden durch Querspaltungen in der Randzone der durch das einwachsende Sarkolemm ins Faserinnere verlagerten Lamellen
 LB: Lamellenbündel im Plasmahof, hervorgegangen aus Querteilungen der gestauchten Fibrillenreihen im Faserinnern

von kleinen Lamellen (Länge: 3-5 μ , Abb. 9b). Bei der Trennung geht ein Teil davon auf jede neue Faser über. Die verschiedenen Fibrilleneinheiten sind am Dickenwachstum quantitativ sehr unterschiedlich beteiligt. Weitaus am stärksten ist das Dickenwachstum bei dem Lamellenbündel, das direkt aus dem peripheren Fibrillenkranz der Ursprungsfaser übernommen wurde. Zahlreiche Längsspaltungen dieser Lamellen gegen die Peripherie hin erweitern die Fasern an diesen Stellen mächtig und bestimmen zu einem guten Teil ihre adulte Form. Durch die Längsteilungen werden sie nach aussen hin dünner. Alle andern Lamellen sind nur zu viel geringerem Wachstum fähig. Lamellenlängsspaltungen kommen hier im Vergleich zur eben genannten Gruppe selten vor. In der 10-15 mm langen Larve (5.-6. Stadium) verläuft der Teilungsprozess allgemein sehr aktiv, besonders aktiv aber ist er bei den Flugmuskeln zu beobachten. Der Subalar-muskel 169 des Metathorax zum Beispiel weist zu diesem Zeitpunkt erst 24% seiner adulten Faserzahl auf. Um die Imaginalzahl (Mittelwert: 832) zu erreichen, teilen sich alle Fasern mehrmals, sodass vorübergehend Fasern der kleinsten Grössenklasse (0-117 μ^2 Querschnittsfläche) sehr häufig vorkommen. Nach den Teilungen besteht der Muskel aus Faserbündeln. Die 39 bis 46 Bündel des Adult-muskels an seiner Ansatzstelle entsprechen seiner Faserzahl vor dem 5. Stadium. Daraus kann gefolgert werden, dass jedes Bündel aus einer einzigen Faser hervorgeht. Diese Beobachtungen stimmen mit denjenigen von TIEGS (1955) an der mesothorakalen Flugmuskulatur von *Blattella germanica* überein. Die Aufteilung in Bündel ist bei den Querschnittsbildern der adulten Muskeln 177c, 128 und 157 gut zu erkennen. Sie zeigt sich überall dort deutlich, wo die Fasern erst während der späteren Larvenstadien stark wachsen. Wie sich am Beispiel der homonomen Coxa-Senker zeigt, findet der Hauptschub der Faser Vermehrung nicht bei allen Muskeln der 3 Segmente gleichzeitig mit derselben Intensität statt. Während der Coxa-Senker 178 des 3. Segmentes aus 88% Fasern besteht, weist der gleichalte mesothorakale Senker 136 78% und der prothorakale erst 69% seiner Adulthzahl auf. Daraus geht hervor, dass der Spaltungsprozess zuerst im Metathorax und zuletzt im Prothorax einsetzt.

4. EINGRIFFE IN DIE METATHORAKALE INNERVATION BEI LARVEN UND IMAGES

A) *Postoperative Entwicklungszeit*

Die postoperative Entwicklungszeit nach dem Eingriff im 5. Stadium bis zur Imaginalhäutung betrug bei allen Tieren im Mittel 370 Tage. Verschiedene Tiere benötigten bis zur Adulthäutung mehr als 500 Tage. Die normale Ent-

wicklungszeit von 180 Tagen wurde auch bei kürzester Entwicklung um rund 100 Tage überschritten. Die Tiere, die wegen Nervenregeneration nachoperiert werden mussten, entwickelten sich in der gleichen Zeit zur Imago.

B) *Imaginalstruktur des Coxa-Senkers 178 des Metathorax nach Denervation der Larve*

An 36 männlichen und weiblichen Larven des 5. und 6. Larvenstadiums wurde Nerv 5 im Metathorax auf einer Seite 2 mal durchgetrennt und damit Muskel 178 denerviert. Der Eingriff ist in Kap. 2 beschrieben. Die meisten der larval denervierten Beinmuskeln kontrahierten sich adult auf elektrischen Reiz hin. Die notwendige Reizschwelle war allerdings recht unterschiedlich und überstieg in jedem Fall die Normalwerte. Die Feststellung von ROEDER und WEIANT (1949) am metathorakalen Muskel 162 von *Periplaneta americana*, dass Insektenmuskeln nach Denervation irreversibel unerregbar würden, scheint für die amerikanische Schabe keine Allgemeingültigkeit zu haben. Meine Feststellungen stimmen mit den Beobachtungen von CASE (1956) am Stigmamuskel von *Periplaneta* überein. BERANEK und NOVOTNY (1958) erzielten ebenfalls spontane elektrische Aktivität bei während längerer Zeit nicht innervierten Beinmuskeln von *Periplaneta*.

Von 12 Tieren, die sich zur Imago gehäutet hatten, wurden die denervierten Muskeln 178 und deren Gegenmuskeln auf Veränderungen in der Fasergrösse und -zahl und der histologischen Struktur geprüft.

Fasergrösse (Faserquerschnittsfläche):

Zum Zeitpunkt der larvalen Denervation erreichen viele der Fasern von Muskel 178 bereits adulte Grösse. Ihr Mittelwert, errechnet aus 100 Faserquerschnittsflächen, beträgt $344 \mu^2$ ($s = \pm 142 \mu^2$). Imaginale Fasern nicht operierter Muskeln messen im Mittel $396 \mu^2$ ($s = \pm 162 \mu^2$). Sie übertreffen die eben genannte Larvalgrösse also nur um 16%. Der entsprechende Wert der denervierten Adultmuskeln der 12 Versuchstiere, ermittelt aus 300 Faserquerschnittsflächen, ist $239 \mu^2$ ($s = \pm 126 \mu^2$). Bei den Kontrollmuskeln der andern Körperseite misst die mittlere Faserfläche $278 \mu^2$ ($s = \pm 135 \mu^2$) und liegt somit ebenfalls unter dem Ausgangswert. Die Fasern des Coxa-Senkers 178 verteilen sich bei der Larve im Operationsstadium und bei der nicht operierten Imago auf die Klassen 1 — 5. Die beiden Stadien unterscheiden sich in der prozentualen Besetzung nennenswert nur bei den Klassen 2 und 4.

Bei den denervierten Muskeln und den Kontrollmuskeln der Gegenseite weicht das Faserbild hingegen wesentlich vom adulten Normalbild ab.

Stadium	%Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
178 Larve 5	1	33	45	19	2	0	0
178 adult nicht operiert . .	2	23	46	26	3	0	0
178 ad. oper. Gegenseite . .	10	45	36	8	0	0	0
178 ad. denerviert	7	56	31	6	0	0	0

Nach Denervation sind die unteren Klassen bei den Muskeln beider Körperseiten viel stärker besetzt. Bei Berücksichtigung der nur geringen Faservermehrung (Larve 5 — Imago → 12%) zeigt sich der Muskelabbau auf der Operationsseite um fast 1 Grössenklasse deutlich. Beim Muskel der Gegenseite findet nur Faservermehrung und kein Dickenwachstum statt.

Faserzahl:

Der adulte Coxa-Senker 178 hat im Mittel 870 Fasern (643-1050). Die Faserzahlen der larval denervierten Muskeln stimmen mit den normalen Imaginalwerten überein. Bei den gegenseitigen Muskeln steigt die mittlere Faserzahl auf 916 (659-1127) an. Der obere Extremwert übertrifft die höchste Faserzahl des normalen Adultmuskels um 7%. Hieraus könnte man auf verstärkte Faserbildung bei den Muskeln der intakten Seite schliessen. Bei gesonderter Betrachtung der 12 Muskeln stellt sich jedoch heraus, dass der 1127 Fasern zählende Muskel nicht nur die höchste Faserzahl, sondern auch die zweitgrösste Faserquerschnittsfläche dieser Gruppe aufweist. Mit $362 \mu^2$ mittlerer Faserfläche gehört er in die Reihe der nicht operierten Adultmuskeln. Der denervierte Muskel 178 des gleichen Tieres zeigt ebenfalls starkes Dickenwachstum der Fasern. Die postoperative Entwicklungszeit des Tieres beträgt 472 Tage und liegt an der oberen Grenze für diese Versuchsreihe. Die normale Entwicklungszeit von rund 180 Tagen, die ein nicht operiertes Tier des 5. Stadiums bis zu seiner Imaginalhäutung noch braucht, wird hier um mehr als das 1, 5-fache überschritten. Wie es scheint, kann es unter solchen Bedingungen bei einzelnen Muskeln zu einer Mehrbildung von Fasern kommen.

Muskelmasse:

Die Masse von Muskel 178 beträgt im 5. Stadium 77% des Adultwertes. Als Folge der einseitigen Denervation verliert der Muskel in rund 370 Tagen auf der Operationsseite 16% an Masse und bleibt auf der Gegenseite im Wachstum stehen.

C) *Denervation von larvalen und imaginalen Muskeln aus dem Innervationsgebiet des Nerven 6 im Metathorax*

Von 25 im 5. Larvenstadium einseitig N6-denervierten Tieren wurden 12 nach ihrer Imaginalhäutung zur Prüfung auf Denervationserscheinungen bei der

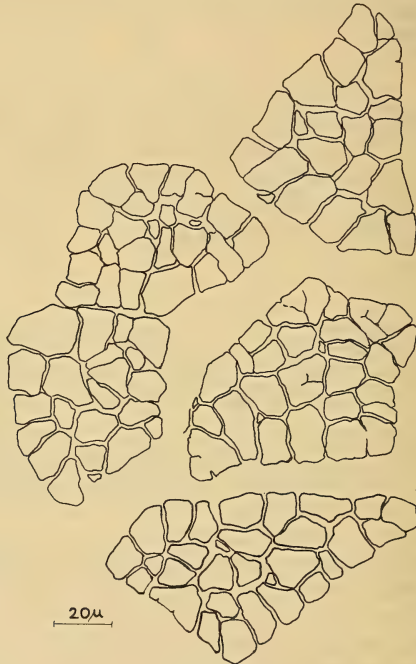


ABB. 10.

Faserbündel (5) des adulten Muskels 169 nach Denervation im 5. Larvenstadium

Muskulatur herangezogen. Dafür erschienen mir vor allem der mächtige Subalarmuskel des Hinterflügels 169, ein Ast des dreiteiligen Hauptbeinhebers 181a und der nach PIPA/COOK (1959) eventuell N6- und N3-innervierte Tergopleuralmuskel 157 interessant.

Subalarmuskel des Hinterflügels 169:

Muskel 169 gehört zu den Muskeln, deren Hauptwachstum auf die späteren Larvenstadien fällt. Bei der Denervation weist er erst 24% der adulten Faserzahl

und 37% der imaginalen Fasergrösse auf. An seinem Querschnittsbild ist die einzelne Faser an vielen Stellen schwer abzugrenzen, weil die Faservermehrung in Form von Faserteilungen in diesem Stadium besonders aktiv verläuft.

Faserzahl und -grösse :

In der Faserzahl erreichen die Muskeln beider Körperseiten Normalwerte (832, 652-1056, auf der Operationsseite und 813, 624-1075, auf der Kontrollseite). Bündelzahl und -stärke entsprechen ebenfalls auf beiden Seiten dem nicht operierten Imaginalmuskel (Abb. 11).

Das Dickenwachstum wird durch die Operation jedoch stark beeinträchtigt, wie aus den folgenden Faserbildern ersichtlich ist.

Bei den denervierten Muskelfasern ist bei einer postoperativen Entwicklungszeit von rund 370 Tagen keine Massenvermehrung feststellbar (80% der Fasern in der kleinsten Klasse !). Auf der Gegenseite ist die 2. Klasse mit 51% am stärksten besetzt; hier hat also nach der Teilung ein beschränktes Dickenwachstum eingesetzt.

Stadium	% - Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
169 Larve 5	3	32	43	16	6	0	0
169 adult nicht operiert . .	0	0	8	21	37	28	6
169 ad. oper. Gegenseite . .	43	51	6	0	0	0	0
169 ad. denerviert	80	19	1	0	0	0	0

Einseitige Entfernung des Nerven 6 bei 6 Imagines :

Bei 6 normal entwickelten männlichen Adulttieren wurde 5 Tage nach ihrer Imaginalhäutung Nerv 6 einseitig ausgeschaltet. Nach 180-196 Tagen wurden die Tiere fixiert und der direkte Flugmuskel 169 von Operations- und Gegenseite auf Denervationserscheinungen untersucht.

Faserzahl :

Die Faserzahl verbleibt überall im normalen, adulten Schwankungsbereich. Auf der Operationsseite beträgt sie 844 (743-989), auf der Gegenseite 861 (628-1043).

Fasergrösse (Querschnittsfläche) :

Durch Einordnung der Fasern in die Grössenklassen zeigt sich, dass sowohl die Fasern der denervierten Muskeln als auch diejenigen der Kontrollmuskeln

während der rund 190 Tage stark an Masse verlieren (67% auf der Operationsseite; 53% auf der Gegenseite). Beiden Körperseiten fehlen die dicken Fasern der Klassen 6 und 7. Auf der Denervationsseite wird Muskel 169 um mehr als 2 Größenklassen abgebaut.

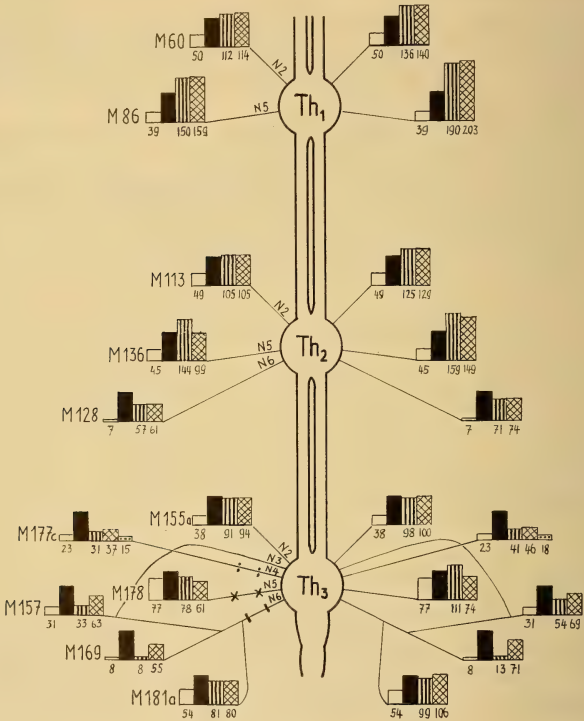


ABB. 11.

Aus H. NÜESCH und Th. TEUTSCH, *Rev. suisse Zool.* 75, n° 33, 1968
Grösse der Muskeln in Prozent des Imaginalwertes nach Operation an N4, N5 oder N6 auf der linken Metathoraxseite.

Offenes Rechteck: Grösse im Larvenstadium 5,

schwarzes Rechteck: Adultwert (= 100%)

senkrecht gestrichen: Grösse nach Durchtrennen von N6 (//)

schräg gekreuzt: Grösse nach Durchtrennen von N5 (x x)

punktiert: Grösse nach Durchtrennen von N4 (: , nur M 177c)

Blöcke der homonomen Muskeln der 3 Segmente in gleicher Stellung zum Ganglion.

Th₁, Th₂, Th₃ Ganglion des Pro-, Meso-, Metathorax;

N2-N6 Nerven der Ganglien

Stadium	%Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
169 adult, nicht operiert . .	0	0	8	21	37	28	6
169 ad. oper., Gegenseite .	0	14	44	36	6	0	0
169 ad. denerviert	2	33	50	14	1	0	0

Der Vergleich der prozentualen Besetzung der verschiedenen Faserklassen bei den Muskeln der Operationsseite und deren Gegenseite ergibt, dass der Reduktionsprozess bei den gegenseitigen Muskelfasern langsamer verläuft.

Tergopleuralmuskel 157:

Der breite Muskel, der nach PIPA/COOK (1959) möglicherweise von zwei metathorakalen Nerven (6A/3A) innerviert wird, gleicht im Wachstum den direkten Flugmuskeln. Bei der Denervation im 5. Stadium beträgt seine Muskelmasse (Querschnittsfläche) erst 31% des Imaginalwertes. In der Faserzahl verzeichnet er zwar schon 67% der Adultzahl, in der Faserfläche aber erst 46%.

Die Durchtrennung des Nerven 6 im 5. Stadium beeinträchtigt die Faservermehrung nicht, lässt aber beim Imaginalmuskel der Operationsseite ein Faserbild entstehen, das dem des denervierten Subalar Muskels 169 ähnlich ist. 63% der Fasern gehören zur Klasse 1 (80% bei 169).

Stadium	%Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
157 Larve 5	36	48	16	0	0	0	0
157 adult, nicht operiert . .	2	19	59	17	3	0	0
157 ad. oper. Gegenseite . .	20	56	23	1	0	0	0
157 ad. denerviert	63	34	3	0	0	0	

Trotz der 50-prozentigen Faservermehrung während der Larvenstadien 5-10 tritt die Wachstumshemmung auf der Operationsseite damit deutlich in Erscheinung. Die Masse der denervierten Muskeln vermehrt sich in rund 370 postoperativen Entwicklungstagen kaum (2%). Auf der Gegenseite ist die 2. Klasse am stärksten besetzt (56%). Hier hat also Dickenwachstum stattgefunden. Aus der Grösse der denervierten Muskeln ist zu schliessen, dass die Verbindung der Nerven 3 und 6 proximal vom Muskel, wie sie PIPA/COOK (1959) feststellten, nicht zu einer eigentlichen Doppelinnervation von 157 führt, sondern dass er nur N6-Fasern erhält.

Beim Vergleich der Faserbilder der operierten Muskeln 157 und 169 lässt sich aufgrund der wesentlich zahlreicheren Bildung von Fasern der Grössenklasse 3 bei den gegenseitigen Muskeln 157 erkennen, dass Muskel 157 im Wachstum um rund 20% weniger geschädigt ist als 169. Das Gleiche gilt auch für die Operationsseite. Das Faserwachstum ist bei den denervierten Muskeln 157 um 17% grösser. Bei der Denervation der Larve besteht Muskel 157 aus wesentlich mehr und dickeren Fasern als Muskel 169 (Faserzahl: 67% des Adultwertes bei 157 gegenüber 24% bei 169).

Beinheber 181a:

Einseitige Entfernung des Nerven 6 im 5. Stadium wirkt sich auch hier hemmend auf das Muskelwachstum aus. Die larvale Muskelmasse (54% des Imaginalwertes) vermehrt sich bei den nicht innervierten Muskeln um 27% und bei den gegenseitigen Muskeln um 45%.

D) Denervation des Beinflugmuskels 177c

In der Faserzahl und der Faserdicke entspricht Muskel 177c bei der Denervation im 5. Stadium weitgehend Muskel 178. Entfernung des Nerven 4 blockiert das Faserwachstum, das beim innervierten Muskel während der späteren Larvenstadien besonders aktiv verläuft, vollständig. Die Muskelmasse des denervierten Muskels ist gegenüber der des Larvalmuskels des 5. Stadiums um 8% verringert. Die Muskeln der Gegenseite verlieren ebenfalls an Masse (5%). Muskel 177c, der adult als Bein- und Flugmuskel wirkt, reagiert also auf Denervation gleich wie der reine Beinmuskel 178.

E) Reaktion verschiedener metathorakaler Muskeln auf den Eingriff in benachbarte und weiter entfernt liegende Innervationsfelder

Einseitige Durchtrennung eines Nerven bei der Larve des 5. Stadiums wirkte sich beim adulten Versuchstier nicht nur schädigend auf das Wachstum der Muskeln des zugehörigen Innervationsbereiches aus, sondern machte sich auch bei Muskeln unmittelbar benachbarter Innervationsfelder bemerkbar. Die Austrittsstellen der Nerven 4, 5 und 6 befinden sich direkt nebeneinander am Hinterende des metathorakalen Ganglions.

Der N5-innervierte Muskel 178 bleibt nach Entfernung des Nerven 6 bei der Larve auf der Operationsseite im Wachstum stehen (78% des Adultwertes gegen 77% im Operationsstadium). Auf der Körpergegensseite vergrössert sich der gleiche Muskel auf 111% des Normalwertes. Die Faserzahl der Muskeln beider Seiten verbleibt innerhalb des normalen Adultbereiches.

Stadium	%Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
178 Larve 5	1	33	45	19	2	0	0
178 adult nicht operiert . .	2	23	46	26	3	0	0
178 ad. oper. Gegenseite N6.	0	9	51	37	3	0	0
178 ad. Operationsseite N6 .	5	35	50	8	2	0	0

Der Imaginalmuskel 178 besteht nach N6-Schnitt auf der Operationsseite aus Fasern, die durch ihre zahlenmässige Zugehörigkeit zu den Klassen 1-5 eher einen schwächlich entwickelten Muskel des 5. Stadiums darstellen. Im Gegensatz zur N5-Denervation wird er hier jedoch nicht abgebaut. Die Reduktion der Fasern der Klasse 4 von 19% auf 8% auf der Operationsseite wird bedingt durch Faserspaltungen während des 5. bis 10. Larvenstadiums. Wie schon erwähnt, wird in den späteren Larvenstadien die adulte Faserzahl durch Teilung einzelner grosser Fasern erreicht. Muskel 178 bildet während dieser Zeit noch 12% seiner Fasern.

Am Faserbild der gegenseitigen Muskeln fällt vor allem die hohe Besetzung der 4. Stufe auf (37%). Die wesentlich verlängerte postoperative Entwicklungszeit führt zu einer 11-prozentigen Mehrbildung dieser dicken Fasern im Vergleich zum normalen Imaginalmuskel 178. Klasse 5, die beim nicht operierten, imaginalen Coxa-Senker nur Einzelwerte enthält, ist ebenfalls spärlich besetzt. Die Mehrzahl der Fasern gehört auch in diesem Fall zur Grössenstufe 3 (51%) wie beim Muskel der Operationsseite nach N6-Schnitt, dem normalen Adultmuskel und dem Larvalmuskel des Operationsstadiums.

Ausbreitung der retrograden Schädigung im Ganglion:

Die N6-Entfernung bei der Larve wirkt sich auf die Masse des adulten Coxa-Senkers 178 (N5-inn.) der Operationsseite ähnlich aus wie der N5-Schnitt auf die gegenseitigen Muskeln 178 (78% des Imaginalwertes bei der N6-Operation und 74% bei N5-Denervation gegenüber 77% im Operationsstadium). Der N5-Schnitt führt bei Muskel 178 zu 16% Massenschwund auf der Operationsseite. Durch die Nervendurchtrennung scheint aber auch das Ganglion und insbesondere die motorischen Neurone, die die gegenseitigen Muskeln 178 innervieren, in Mitleidenschaft gezogen zu werden, da sich die larvale Masse der Gegenmuskeln nicht vermehrt. Die motorischen Nervenzellen der gegenseitigen Innervation von Muskel 178 bei N5-Schnitt müssen ähnlich geschädigt sein wie die der Operationsseite bei N6-Durchtrennung, denn auch diese Muskeln bleiben im Wachstum stehen. Deutlich anders scheinen sich die motorischen Neurone der gegen-

seitigen Innervation nach N6-Ausschaltung zu verhalten. Die durch sie inner-vierten Muskeln vergrößern sich nämlich auf 111% des normalen Adultmasses.

Schädigungsgrad des Muskelwachstums:

Die grösste Schädigung erfährt das Muskelwachstum bei direkter Denervation eines Muskels (Schädigungsgrad 1). Im 2. Grade wachstumsgeschädigt sind der gegenseitige Muskel bei direkter Denervation sowie der gleiche Muskel auf der Operationsseite beim Eingriff in ein unmittelbar angrenzendes Innervationsfeld zu bezeichnen. Als drittrangig beeinflusst könnte derselbe gegenseitige Muskel bei Durchtrennung eines benachbarten Nerven gelten.

Muskel 169: Der N6-innervierte Flugmuskel 169 ist adult nach Entfernung des Nerven 5 im 5. Stadium in seiner Muskelmasse auf der Operationsseite um 45% und auf der Gegenseite um 29% geschädigt. Die Faserzahl ist normal, das Faserdickenwachstum hingegen beidseitig gehemmt. Bei den Faserbildern der Muskeln beider Körperseiten hat die Zahl der grossen Fasern der 5. und 6. Stufe wesentlich abgenommen.

Muskel 177c: Der Beinflugmuskel 177c (N4-inn.) wurde nach N5- und N6-Schnitt gemessen. Aus beiden Experimenten ging ein auf Operations- und Gegenseite schwer geschädigter Muskel hervor. Die Masse des larvalen Muskels des 5. Stadiums, die sich aus nahezu imaginaler Faserzahl und, verglichen mit dem Adultmuskel, dünnen Fasern zusammensetzt, beträgt 23% des Imaginalwertes. Einseitige Entfernung des Nerven 5 oder 6 führt bei den Muskeln der Operationsseite zu einer geringfügigen Massenvermehrung (14% nach N5-Schnitt, 8% bei N6-Schnitt). Das Wachstum der gegenseitigen Muskeln ist in beiden Fällen nur wenig stärker. Die Faserzahl entspricht überall normalen Adultwerten. Die Wachstumshemmung geht aus den Faserbildern deutlich hervor. Während der nicht operierte Imaginalmuskel 177c 65% seiner Fasern auf die Klassen 6 und 7 vereinigt, wird hier die Grössenklasse 6 nur von den gegenseitigen Muskeln mit Einzelwerten erreicht. Die Mehrzahl der Fasern findet sich in den Klassen 3 und 4. Die Fasern der Muskeln der Operationsseite besetzen im wesentlichen die Klassen 2-4 und weisen somit Merkmale der halberwachsenen Larve auf.

Muskel 155a: Gehören die bisher besprochenen Muskeln den unmittelbar benachbarten Innervationsbereichen 4, 5 und 6 am Hinterende des metathorakalen Ganglions an, so liegt der Dorsolateralmuskel 155a im Innervationsfeld 2 entgegengesetzt am Vorderende. Ausschaltung des Nerven 5 oder 6 im 5. Larvenstadium ergibt für Muskel 155a eine durchschnittlich auf 370 Tage verlängerte Entwicklungszeit. In dieser Zeit erlangt der Muskel 94% seiner Imaginalmasse nach N5-Schnitt und 91% nach N6-Schnitt auf der Operationsseite und in beiden Fällen normale Adultwerte auf der Gegenseite. Bei der Durchtrennung der Nerven 5 und 6 bestand er aus 38% der Adultmasse.

F) *Verhalten verschiedener Muskeln von Pro- und Mesothorax auf Denervationen im Metathorax*

Nachdem sich die Denervationen im Metathorax nicht nur auf die Muskulatur des Innervationsfeldes der durchschnittenen Nerven auswirkten, sondern auf die Muskeln selbst weiter entfernt liegender Innervationsgebiete übergriffen, war es interessant, das Verhalten der Muskeln der vorderen Segmente zu untersuchen. Gewählt wurden dazu verschiedene zu den im Metathorax gemessenen homonome Muskeln.

Die homonomen Coxa-Senker 136 und 76 der beiden vorderen Segmente :

Bei der Larve des 5. Stadiums beträgt die Masse von Muskel 136 des Mesothorax und von Muskel 86 des Prothorax weniger als 50% des Adultwertes (77% bei Muskel 178 des Metathorax). Die Grösse der Faserzahl (78% bei 136, 69% bei 86) lässt erkennen, dass bei beiden Muskeln die Faservermehrung schon weiter fortgeschritten ist. Während der nächsten Larvenstadien wachsen die Fasern hauptsächlich in die Dicke. Ausschaltung des Nerven 5 oder 6 im Metathorax beeinflusst das künftige Wachstum beider Muskeln auf der Operations- und der Gegenseite. Der N5-innervierte Muskel 136 des Mesothorax erreicht nach N5-Entfernung adulte Normalwerte auf der Operationsseite und vergrössert sich auf der Gegenseite auf 149%. N6-Schnitt führt bei 136 auf der Operationsseite zu einem Muskel von 144% und auf der Gegenseite von 159% adulter Gesamtmasse. Der Coxa-Senker 86 des Prothorax übertrifft im Falle des N5-Schnittes den normalen Adultmuskel um 59% auf der Operationsseite (50% nach N6-Schnitt). Die gegenseitigen Muskeln weisen im N6-Versuch mit 190% nahezu und im N5-Versuch mit 203% gut die doppelte Masse eines normalen Imaginalmuskels auf.

Stadium	% - Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
136 Larve 5	23	64	13	0	0	0	0
136 adult nicht operiert . . .	0	39	49	12	0	0	0
136 ad. oper. Gegenseite N5 .	1	15	47	29	8	0	0
136 ad. Operationsseite N5 .	2	39	50	9	0	0	0
136 ad. oper. Gegenseite N6 .	0	14	41	34	11	0	0
136 ad. Operationsseite N6 .	0	13	49	31	7	0	0

Die Faserzahl der Muskeln 136 und 86 kann als normal bezeichnet werden. Verstärkte Faserbildung ist nirgends mit Sicherheit zu belegen. Das normale Adultwerte übertreffende Wachstum der Muskeln beruht demnach auf dem Dickenwachstum der einzelnen Fasern, was aus den entsprechenden Faserbildern

klar hervorgeht. Der normale Imaginalmuskel 136 besteht aus Fasern der Stufen 2-4, wobei 49% zur Stufe 3 zählen. Im N5-Versuch wird jedoch von den Fasern die Grössenstufe 5 auf der Gegenseite und im N6-Versuch auf beiden Körperseiten erreicht.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass die gegenseitigen mesothorakalen Muskeln 136 beider Versuchsreihen ein ähnliches Faserbild wie der Coxa-Senker 178 aufweisen und damit zu Muskeln mit Fasergrössen herangewachsen sind, wie sie im Metathorax häufig vorkommen. Das gleiche gilt für die Muskeln der Operationsseite nach N6-Schnitt. An den Muskeln 86 beider Körperseiten zeigt sich diese Entwicklung noch verstärkt.

Stadium	% - Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
86 Larve 5	32	63	5	0	0	0	0
86 adult nicht operiert . . .	3	47	47	3	0	0	0
86 ad. oper. Gegenseite N5 .	0	4	31	46	19	0	0
86 ad. Operationsseite N5 .	0	11	48	36	5	0	0
86 ad. oper. Gegenseite N6 .	0	6	34	52	8	0	0
86 ad. Operationsseite N6 .	0	13	56	29	2	0	0

Die homonomen dorsolateralen Flugmuskeln 113 und 60 der vorderen Thorax-segmente:

Die N2-innervierten Muskeln 113 und 60 des Meso- und Prothorax reagieren ebenfalls auf Entfernung eines bestimmten Nerven im Metathorax der Larve des 5. Stadiums. Die gegenseitigen Muskeln 113 vergrössern sich nach N5-Schnitt auf 129% und nach N6-Durchtrennung auf 125% des Adultwertes. Die Faserzahl ist beide Male normal, das Dickenwachstum hingegen verstärkt. Gleich wie bei den Coxa-Senkern kommt es hier zur Bildung von Fasern der Stufe 5. Die Muskeln der Operationsseite übertreffen in beiden Fällen die normalen Imaginalwerte nur wenig (5%). Auf der Gegenseite wachsen die Muskeln 60 nach metathorakaler N5-Ausschaltung auf 140% und nach N6-Schnitt auf 136% adulter Normalwerte. In der Fasergrösse erreichen sie ebenfalls die 5. Stufe und im Faserbild eine sehr ähnliche Verteilung wie bei Muskel 155a. Die Muskeln der Operationsseite sind im N5-Versuch um 14% und im N6-Versuch um 12% grösser als normale Imaginalmuskeln.

Subalarmuskel 128 des Mesothorax:

Entfernung des Nerven 5 im Metathorax wirkt als Wachstumsverzögerung auf den N6-innervierten Subalarmuskel 169. Auf der Operationsseite erreicht

er 55% seiner Imaginalmasse und auf der Gegenseite 71%. Gleiches Verhalten zeigt auf diesen Eingriff sowie auf Durchtrennung von N6 der gleichnamige Muskel des Mesothorax 128, der bei der metathorakalen Operation wie Muskel 169 erst aus einem kleinen Teil seiner Adultmasse (7%) besteht. Für ihn gelten, was Faserzahl und -dickenwachstum betrifft, die Massstäbe von Muskel 169. Denervationen im 3. Segment lassen den mesothorakalen Muskel 128 verlangsamt wachsen. Die imaginalen Muskeln bestehen nach N5-Schnitt auf der Operationsseite aus 61% und auf der Gegenseite aus 74% des Adultmasses. Im N6-Experiment ist das Wachstum auf beiden Seiten ähnlich beschränkt. Die Faserzahl ist überall normal. Am Faserbild hingegen ist die Wachstumshemmung erkennbar. Auf der Operations- sowie auf der Gegenseite fehlen die dicken Fasern der 6. Klasse. Fasern der Klasse 5 erreichen nur noch die gegenseitigen Muskeln in geringer Zahl.

Stadium	%Zahlen						
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7. Kl.
128 Larve 5	75	24	1	0	0	0	0
128 adult nicht operiert . .	0	9	36	44	8	3	0
128 ad. oper. Gegenseite N5 .	3	30	37	27	3	0	0
128 ad. Operationsseite N5 .	5	36	45	14	0	0	0
128 ad. oper. Gegenseite N6 .	0	27	48	31	4	0	0
128 ad. Operationsseite N6 .	4	46	40	10	0	0	0

G) *Histologische Angaben über die durch Denervation geschädigten Bein- und Flugmuskeln*

Am histologischen Querschnittsbild der Fasern denervierter Muskeln lassen sich keine Abweichungen vom Normalbild feststellen. Die adulten Fasern der geschädigten Muskeln weisen die Merkmale einer ihrer Grösse entsprechenden Normalfaser auf.

Im Faserlängsschnitt ergibt sich bei den operierten Muskeln eine im Vergleich zum Normalmuskel veränderte Kernzahl. Bei Muskel 178 verringert sich die Gesamtkernzahl pro durchlaufende Faser um 26% auf der Operationsseite und um 24% auf der Gegenseite. Die Länge der Kerne scheint unverändert und beträgt für nicht operierte wie auch für operierte Adultmuskeln 26 μ (17-30 μ). Bei den Fasern von 177c und 169 vergrössert sich die Kernzahl auf beiden Körperseiten, wobei sich Kernform und -länge häufig stark vom Normalbild unterscheiden. An Stelle der langgestreckten finden sich vielfach ovale und kugelförmige Kerne, wovon insbesondere bei 169 oft 3 in kurzen Abständen (\rightarrow 30 μ) hintereinander folgen. Auf 100 μ Faserlänge zeigt Muskel 169 auf der Operationsseite 6,9 und auf

der Gegenseite 4,4 Kerne gegenüber 3,7 im Normalfall. Bei Muskel 177c sind es bei gleicher Masseinheit 5,5 und 4,6 Kerne im Gegensatz zu 3,8 beim nicht operierten Adultmuskel.

5. DISKUSSION DER ERGEBNISSE

A) *Bau und Entwicklung der Muskeln*

Alle untersuchten Muskeln entsprechen dem von TIEGS (1954) für *Blattella germanica* beschriebenen Tubulärmuskel. Die Muskeln sind von sehr verschiedener Masse und unterscheiden sich stark in Faserzahl und -dicke (Faserquerschnittsfläche). An homonomen Muskeln lässt sich vom Prothorax zum Metathorax eine Zunahme von Faserzahl und -dicke feststellen. Die Muskeln grösster Masse finden sich im 3. Segment (169, 177c). Die Beinmuskeln und die dorsolateralen Muskeln bestehen, ob aus dem 3. oder dem 1. Segment stammend, aus nahezu 50% Fasern der Grössenklasse 3. Muskel 169 und 177c hingegen vereinigen die meisten ihrer Fasern auf die Stufen 5 und 6. Ihre Fasern sind also generell dicker als zum Beispiel die des Coxa-Senkers 178. Der Aufbau der Muskeln bleibt aber insofern der gleiche, als dass hier und dort die aufeinanderfolgende Fünfstufigkeit der Fasergrössen gewahrt bleibt. Muskel 169 zum Beispiel entspricht in der prozentualen Verteilung nahezu Muskel 178, aber um 2 Klassen nach oben verschoben. Die Faserzahl (~ 800) von 169 und 177c wird auch von andern Muskeln erreicht (128, 178, 136).

Von EDWARDS (1954b) und TIEGS (1955) wird mehrmals auf die Gleichheit der Struktur der Thoraxmuskulatur bei der amerikanischen Schabe hingewiesen, was durch meine Untersuchungen bestätigt wird. In der larvalen Entwicklung sind die Beinmuskeln und direkten Flugmuskeln zeitlich voneinander jedoch ziemlich verschieden. *Periplaneta* bewegt sich hauptsächlich schnell laufend fort. Die männlichen Tiere können fliegen, tun dies aber äusserst selten. Entsprechend werden schon in der ganz jungen Larve eine grosse Zahl von Beinmuskeln herangebildet, die in der halbwüchsigen Larve zum Teil nahezu Adultwerte erreichen. Die direkten Flugmuskeln dagegen wachsen hauptsächlich während der älteren Larvenstadien. Muskel 169 des Metathorax und Muskel 128 des Mesothorax sind darin dem von TIEGS (1955) für *Blattella germanica* beschriebenen Tergosternalmuskel ähnlich. Eine Zwischenstellung nimmt der als Beinsenker und adult als Flügelpronator-Extensor wirkende Muskel 177c ein. Parallel zu der Hauptbildungszeit der Beinmuskeln entwickelt er sich als Beinmuskel. Im 5. Larvenstadium weist er in der Faserzahl und -dicke die Merkmale eines reinen Beinmuskels auf. Im Gegensatz zu den Beinmuskeln läuft aber sein Wachstum nun nicht langsam aus, sondern verstärkt sich noch während der späteren Stadien wie bei Muskel 169.

Die Fasern vermehren sich bei allen Muskeln durch Längsspaltung. Dieser Prozess ist besonders aktiv während der Larvenstadien 4, 5 und 6. Er beginnt bei den Beinmuskeln früher als bei den Flugmuskeln. Rund fünf Sechstel der adulten Faserzahl wird von allen Muskeln während dieser Zeit gebildet. Die Fähigkeit, Fasern abzuspalten, erhält sich aber auch für die späteren Larvenstadien. Die teilungsbereite Faser fällt im Querschnitt durch ihre runde Form auf und ist bei allen Muskeln etwa gleich gross ($650-1340 \mu^2$). Auch der Imaginalmuskel enthält noch zur Teilung ansetzende Fasern.

B) *Denervation und Wachstum*

Die Arbeiten von KOPEČ (1923), WILLIAMS und SCHNEIDERMAN (1952), NÜESCH (1952) und BASLER (1969) beweisen an Lepidopteren (Holometabolen) die Abhängigkeit der Muskulatur vom Nervensystem während der Entwicklung. Die Experimente dieser Autoren sind Eingriffe in die Innervation der Puppe. Sie tangieren dadurch Gewebe, das sich noch vor der Differenzierung oder in Wachstum und Differenzierung befindet. Bei den Hemimetabolen entstehen die Muskeln während der Embryonalentwicklung aus Myoblasten. Haben sie in der jungen Larve ihre Funktion z.B. als Beinmuskel aufgenommen, unterbrechen sie diese nie mehr. Sie vergrössern sich aber noch wesentlich durch Bildung neuer Fibrillen und Fasern. Operative Eingriffe treffen hier also immer auf Funktionsgewebe. Zweck dieser Arbeit war es, eine möglichst lange nervenfreie Entwicklungszeit für die Thoraxmuskulatur von *Periplaneta* zu erreichen. Trotz der ansehnlichen Grösse der Schabe war der Eingriff in die metathorakale Innervation erst im 5. und 6. der 10 Larvenstadien gut möglich. Von der Operation bis zur Imaginalhäutung verbleiben für ein nicht operiertes Tier rund 180 Tage. Diese Normalfrist wird von allen operierten Tieren wesentlich überschritten (Mittelwert: 370 Tage, 241-556). Bei allen Arbeiten anderer Autoren, die sich mit der Bedeutung des Nervensystems für die Muskulatur bei *Periplaneta* und damit bei Hemimetabolen befassen, liegt eine wesentlich kürzere innervationsfreie Beobachtungszeit der Muskulatur vor. Als Versuchstiere verwenden diese Autoren entweder Imagines oder die letzten drei Larvenstadien (ROEDER und WEIANT, 1949; BODENSTEIN, 1955/57; BERANEK und NOVOTNY, 1958; GUTHRIE, 1962; PENZLIN, 1963/64). Die längste Beobachtungszeit (100 Tage) findet sich bei BODENSTEIN (1957). Dass keine dieser Arbeiten ein befriedigendes Ergebnis in bezug auf die Abhängigkeit der Muskulatur vom Nervensystem bringt, liegt wahrscheinlich mit an der zu kurzen Versuchsdauer. Für BODENSTEIN (1959) bleibt die Frage nach der Notwendigkeit der Nervenversorgung für in der Entwicklung begriffene Muskeln von Hemimetabolen offen. PENZLIN (1964) stellt bei seinen Versuchen eine langsamere Regeneration der Beine von *Periplaneta* ohne Innervation fest. GUTHRIE (1962) ist derselben Auffassung. WIGGLESWORTH (1956) sieht in der

Innervation nur einen der Faktoren, die bei Insektenmuskeln mit hemimetaboler Entwicklung für deren Wachstum und Erhaltung wichtig sind.

Bei allen von mir operierten Larven und Imagines ergibt sich eine Abhängigkeit der Muskulatur von der Innervation, denn das Muskelwachstum erweist sich als schwer gehemmt. Im Gegensatz zu den bei Schmetterlingen festgestellten Verhältnissen (NÜESCH, 1957) tritt die Schädigung nicht nur beim denervierten Muskel zutage, sondern zeigt sich bisweilen in fast gleichem Ausmass auch beim gegenseitigen Muskel. Bei den erhaltenen Ergebnissen kann es sich nicht um reine Operationsschäden durch Verletzung der Chitinhülle handeln. Nach Robinson (1938) sollen zwar grössere operative Eingriffe den Stoffwechsel und Wasserhaushalt bei Insekten empfindlich stören und Schockbilder hervorbringen, wie sie von den Wirbeltieren bekannt sind. Die Untersuchungen von BEAMENT (1958) an *Periplaneta* bestätigen dies. Danach können durch überstarke Erregung des Nervensystems im Blute der Schabe paralyisierende Stoffe freigesetzt werden, die zum Tod des Tieres führen können. ERMIN (1939) hat mehrfach Chitinschnitte in Larven und Imagines durchgeführt. Seine Versuche zeigen jedoch, dass eine derartige Wunde innerhalb von 30 Tagen voll verheilt ist. Er beobachtete bei seinen Larven ebenfalls die Bildung eines Wundpfropfens aus melanisierten bzw. degenerierten Lymphozyten, der aber nach 30 Tagen verschwand. Bei meinen Tieren hingegen war die so beschaffene Narbe bis zu ihrer Fixierung nach der Imaginalhäutung sichtbar.

Das Ausmass der Abhängigkeit vom Nervensystem ist bei den 11 von mir untersuchten Muskeln recht verschieden. Erfolgte der Eingriff zu einer Zeit der intensiven Neubildung von Fasern (Muskel 169/128), trat diese Abhängigkeit in Form einer starken Wachstumshemmung sehr deutlich in Erscheinung. Die frisch gebildeten Tochterfasern haben eine kleine Masse und scheinen der nervösen Wachstumsstimulation ganz besonders zu bedürfen. Fasern mittlerer Masse, wie sie dem Entwicklungszustand von Muskel 181a im 5. Stadium entsprechen, scheinen durch Denervation bedeutend weniger beeinträchtigt zu werden. Nach N6-Schnitt vermehrt sich die larvale Muskelmasse (54% des Adultwertes) um 27% auf der Operationsseite und um 45% auf der Gegenseite. Dieses Verhalten bildet eine Parallele zu den Feststellungen von NÜESCH (1957) und BASLER (1969), die bei der Entwicklung der Muskulatur von Schmetterlingen fanden, dass diese mit zunehmendem Entwicklungsalter immer nervenunabhängiger wird.

Nach meinen Beobachtungen sind bei *Periplaneta* nicht nur die Fasern mit kleiner Masse, wie sie bei der Spaltung in der halberwachsenen Larve häufig sind, besonders von der Innervation abhängig, sondern auch die des adulten Muskels, der wahrscheinlich auf die trophische Versorgung des Nerven zu seiner Erhaltung angewiesen ist. Das Verhalten von 3 der 11 untersuchten Muskeln weist in dieser Richtung (178, 177c und 169 adult). Denervation führt bei diesen Muskeln zu Degeneration.

Die einseitige Durchtrennung von Nerven scheint zu einer retrograden Schädigung im metathorakalen Ganglion zu führen, die auch andere motorische Nervenzellen tangiert. Der N5-innervierte Muskel 178 der intakten Seite bleibt zum Beispiel nach N5-Schnitt im 5. Stadium im Wachstum stehen. Bei 169 werden durch einseitige Denervation die Muskeln beider Körperseiten fast gleichermassen geschädigt. Doch auch die Muskeln benachbarter und weiter entfernt liegender Innervationsfelder im Metathorax reagieren auf die Operationen. Wird Nerv 6 durchschnitten, so vermehrt zum Beispiel Muskel 178 der Operationsseite seine Masse nicht weiter. Der gleiche Muskel vergrössert sich aber auf der Gegenseite auf 111 % des Adultwertes. Daraus geht hervor, dass die motorischen Nervenzellen im metathorakalen Ganglion in verschiedenem Masse geschädigt werden. Die motorischen Nervenzellen, die die gegenseitigen Muskeln innervieren, scheinen etwa gleich stark beeinflusst zu werden wie die der intakten Nerven der Operationsseite. Die Schädigung des Ganglions scheint aber nicht über die ganze postoperative Entwicklungszeit anzuhalten, zumindest nicht bei weiter vom Operationsort entfernt liegenden Neuronen der gegenseitigen Innervation (Wachstum des gegenseitigen Muskels 178 auf 111 % nach N6-Schnitt).

Der störende Einfluss dehnt sich auch auf die motorischen Nervenzellen der beiden vorderen Ganglien aus. Feststellbar ist dies beispielsweise an den homonomen Muskelpaaren des Prothorax, bei denen sich die Entwicklungsleistung von Operations- und Gegenseite unterscheidet. Möglicherweise wird durch die Denervationen im metathorakalen Ganglion ein die nervöse Versorgung blockierender Stoff freigesetzt, der auf der Operationsseite im ganzen Thorax länger oder stärker wirkt. Im Metathorax weichen nämlich der denervierte Muskel und sein Gegenmuskel im Schädigungsgrad nie weit voneinander ab (61 % auf der Operationsseite gegenüber 74 % auf der Gegenseite statt 100 % bei Muskel 178). Dagegen liegt beim entsprechenden prothorakalen Paar eine grosse Spanne zwischen den beiden Körperseiten (159 % auf der Operationsseite gegen 203 % auf der Gegenseite bei Muskel 86). Die mesothorakalen Muskelpaare verhalten sich ähnlich wie die prothorakalen.

Der Operationsort im Metathorax scheint auch die Entwicklungsleistung der Muskeln der vorderen Segmente stark zu beeinflussen. Der N5-innervierte Muskel 86 des Prothorax wächst nach N5-Schnitt in 370 Tagen auf 203 % des Normalmasses auf der Gegenseite und auf rund 1,5-fache Grösse auf der Operationsseite. Nach Durchtrennung des Nerven 6, der wie schon erwähnt direkt neben Nerv 5 hinten aus dem Ganglion austritt, entstehen beim gleichen Muskel auf beiden Körperseiten ähnliche Werte. Interessanterweise ist die Entwicklungsleistung von Muskel 86 trotz kleinerem Ausgangswert auf beiden Körperseiten wesentlich grösser als von Muskel 60 des 1. Segmentes, der zum nie direkt durch Operationen tangierten Innervationsbereich 2 gehört (114 % auf der Operationsseite und 140 % auf der Gegenseite nach N5-Schnitt).

Das Wachstum von Muskel 86 könnte auch als unbeeinflusst angesehen werden, indem sich auf der Operationsseite bei 2-facher Entwicklungszeit das Dickenwachstum verdoppelt hat (61 % Entwicklungsleistung von der Larve des 5. Stadiums zur Imago in 180 Tagen gegenüber 122 % in 360 Tagen nach N5-Schnitt und 113 % nach N6-Durchtrennung). Dagegen spricht jedoch die Grösse der gegenseitigen Muskeln 86 beider Versuchsreihen, da diese, verglichen mit der Operationsseite, noch bedeutend stärker in die Dicke gewachsen sind. Somit sind die Muskeln beider Körperseiten doch als beeinflusst anzusehen.

Die aussergewöhnlich lange postoperative Entwicklungszeit, die die Normalzeit um das Doppelte und sogar Dreifache überschreitet, dürfte mit in einer hormonalen Störung der Tiere begründet sein, die durch die retrograde Schädigung des Ganglions entstanden ist. Jedenfalls entsprechen die Corpora allata der 3-5 Tage nach ihrer Imaginalhäutung fixierten Versuchstiere nicht den Grössenwerten normaler Adulttiere, die zur gleichen Zeit fixiert wurden, sondern sind meist wesentlich grösser. Allerdings wurde nur die Oberfläche der Corpora allata mit dem Planimeter ausgemessen. Genauere Untersuchungen, wie sie LÜSCHER und ENGELMANN (1955) bei *Leucophaea* vornahmen, wurden nicht durchgeführt.

C) *Histologische Ergebnisse*

Die Lamellen des peripheren Fibrillenkranzes der frischgespaltenen Faser können auf verschiedene Weise gebildet werden. Erstens, indem sie sich vom innern Rand der aus dem Kranz der Ursprungsfaser ganz übernommenen Lamellen abspalten. Diese Erscheinung ist bei den Teilungsfasern der halberwachsenen Larve häufig zu beobachten und wird auch von TIEGS (1955) an Hand des 1. Tergo coxalmuskels für *Periplaneta americana* beschrieben. Es handelt sich dabei um Fasern, deren Lamellenkranz durch die Faseraufspaltung nur noch teilweise vorhanden ist. Die Form dieser Fasern gleicht häufig Rechtecken. Zweitens kann der Fibrillenkranz auch durch Querspaltung der Lamellen in der Randzone der Ursprungsfaser ergänzt werden, die durch das einwachsende Sarkolemm in die Faser hinein verlagert worden sind. Jede Tochterfaser verfügt wahrscheinlich an den Schmalseiten über eine grössere Anzahl so entstandener Fibrillenreihen. Auch TIEGS (1955) spricht eine 2. Möglichkeit der Ergänzung von Fibrillen am Faserrand an. Nach seiner Auffassung verfügt jede abgespaltene Faser an den Seitenrändern des ganz übernommenen Lamellenbündels über eine fibrillenspaltende Zone, um den zerstörten peripheren Kranz wieder zu vervollständigen. Er glaubt also, dass diese Lamellen bei der Spaltung nicht mitübernommen, sondern erst nachher gebildet werden.

Die larvale Faser entwickelt sich nach der Teilung zur Imaginalfaser, indem sich die Lamellen des peripheren Fibrillenkranzes aufspalten. Die Vermehrung ist nicht gleichmässig über den Faserrand verteilt, sondern auf Stellen von unter-

schiedlicher Wachstumsintensität beschränkt. Von den Lamellen, die bei der Spaltung ganz aus dem Faserrand der Ursprungsfaser übernommen werden, geht für das Dickenwachstum der neuen Faser die grösste Intensität aus. Neben der schon erwähnten Querspaltung am innern Rand zur Bildung von Ergänzungslamellen vollzieht sich bei ihnen auch eine lebhafteste Längsteilung nach aussen hin, sodass die Fasern an diesen Stellen besonders stark wachsen. Diese Vorgänge bedingen weitgehend die adulte Faserform. Das Zustandekommen von mehreren verstärkten Wachstumszonen an einer Faser ergibt sich auch durch die nicht nur geradlinige Wachstumsrichtung grosser Lamellen. Ich habe häufiger Abwinke-lungen bis zu schätzungsweise 70° festgestellt (Abb. 4).

Kernzahl pro Muskelfaser :

Verglichen mit den Angaben von EIGENMANN (1965) für *Antheraea p.* sind die Muskelfasern von *Periplaneta americana* als kernarm zu bezeichnen. Die Fasern des adulten Subalarmuskels 169 verfügen, auf die gleiche Masseinheit berechnet, über 22% der Kernzahl eines dorsolongitudinalen und imaginalen Flugmuskels von *Antheraea pernyi*. Die Fasern imaginaler, larval denervierter Muskeln weisen im Vergleich zum Normalmuskel eine veränderte Kernzahl auf. Bei dem als Coxa-Senker funktionierenden Beinmuskel 178 verringert sie sich um 26% auf der Operationsseite und um 24% auf der Gegenseite.

„Glanzstreifen“-ähnliche Abstände bei den Sarkolemmverzahnungen des Beinmuskels 178 :

Beim Coxa-Senker 178 (fast muscle) greift das Sarkolemm periodisch auf der Höhe der Z-Membran in die Faser ein. An allen diesen Stellen erscheint das Sarkolemm verdickt. Die Verdickung des Sarkolemmes ist nicht einheitlich, sondern auf eine bestimmte Anzahl dünnerer Verzahnungen kommt ein dickeres Querband. Der Abstand zwischen zwei starken Verdickungen reicht von 22-172 μ (5-40 Sarkomere). Die meist gemessenen Strecken liegen zwischen 60 und 110 μ (15-25 Sarkomere). Nach WALLS (1960), BUCHER (1965) und SCHAFER (1949) wird der menschliche Herzmuskel durch die Glanzstreifen (*Disces intercalares*) in Segmente von 50-120 μ eingeteilt. Beim Papillarmuskel des Menschen messen die Segmentstücke 21-105 μ (7-35 Sarkomere). Aus den elektronenmikroskopischen Untersuchungen von NELSON (1963), SJÖSTRAND (1958) und KARNOVSKY (1964) geht deutlich hervor, dass das Sarkolemm sich auf der Höhe der Z-Membran in die Herzmuskelfaser von Amphibien, Säugern und des Menschen einschiebt. In gewissen Abständen ist die Verzahnung intensiver, d.h. es kommt zu der Bildung der Glanzstreifen. Dieses Vergleichsmaterial scheint auf eine gewisse Verwandtschaft zwischen den Sarkolemmstrukturen des Beinmuskels 178 und den Glanz-

streifen der Hermuskulatur hinzudeuten. Von MAYR (1966) werden für die äusseren Augenmuskeln des Girlitz Skelettmuskelfaserverbindungen beschrieben, die, was das Sarkolemm anbelangt, die eben genannten Merkmale tragen. Der Autor bezeichnet diese Verbindungen ebenfalls als glanzstreifenartig.

6. ZUSAMMENFASSUNG

1. Die sich stark in Form und Grösse unterscheidenden Fasern (Querschnittsbild) der adulten und larvalen Muskeln der 3 Thoraxsegmente von *Periplaneta* lassen sich in gemeinsame Grössenklassen einteilen. Die oberen Klassen sind hauptsächlich durch die Fasern der metathorakalen direkten Flugmuskeln besetzt. Die unteren und mittleren Klassen charakterisieren die Beinmuskulatur aller 3 Segmente.
2. Die grössten Muskeln (Faserzahl \times Faserquerschnittsfläche) finden sich im Metathorax.
3. Vom Prothorax zum Metathorax vergrössern sich bei den Muskeln Faserzahl und -dicke.
4. Die Hauptwachstumszeiten während der Larvenperioden sind bei den Muskeln der amerikanischen Schabe verschieden. Die Beinmuskulatur wächst hauptsächlich in den frühen und mittleren Larvenstadien. Die direkten Flugmuskeln vermehren ihre Masse vorwiegend während der späteren Stadien.
5. Die Fasern vermehren sich durch Längsspaltung. Dieser Prozess ist besonders aktiv in der halbwüchsigen Larve.
6. Die Bündelstruktur der Muskeln weist auf deren zahlenmässige Anlage im Embryo hin. Jedes Bündel geht aus einer einzigen Faser hervor.

Experimentelle Ergebnisse

1. Die durch den Nervenschnitt im 5., zum Teil 6. Larvenstadium direkt betroffenen, metathorakalen Muskeln sind:
 - a) der N5-innervierte Coxa-Senker 178
 - b) der N4-innervierte Beinflugmuskel 177c
 - c) der Subalarmuskel 169
 der Beinheber 181a — alle N6-innerviert
 der Tergo pleuralmuskel 157
2. Diese Muskeln sind bei der Operation im 5. Larvenstadium verschieden weit entwickelt. Während die reinen Beinmuskeln zum Teil schon nahezu Adult-

werte aufweisen, fällt das Hauptwachstum der reinen Flugmuskeln und des Beinflugmuskels auf die späteren Larvenstadien.

3. Die normale Entwicklung der zur Operation verwendeten Larve bis zur Imago beträgt 180 Tage. Durch Eingriffe in die metathorakale Innervation der Larve verlängert sich die Entwicklungszeit auf rund 370 Tage. Bei einigen Tieren dauert die postoperative Entwicklung sogar 460 bis 556 Tage.
4. Die oben genannten Muskeln aller larval operierten Tiere weisen adult Wachstumsschädigungen auf. Der schädigende Einfluss ist nicht auf die direkt betroffenen Muskeln des entfernten Nerven beschränkt, sondern wirkt sich auf alle Muskeln dieser Körperseite, sowie die Muskeln der anderen Seite aus.
5. Der Schädigungsgrad der einzelnen Muskeln ist einerseits abhängig von ihrem Entwicklungsstadium bei der Operation der Larve und andererseits von der Art des Eingriffs. Direkte Denervation bewirkt bei allen Muskeln die stärkste Wachstumshemmung. Im Wachstum schon weit fortgeschrittene Muskeln reagieren auf Denervation mit Massenabbau. Zu nahezu Wachstumsstillstand neigen Muskeln, die bei der Denervation noch nicht 30% der Adultmasse aufweisen.
6. Unabhängig von der Grösse der Faserzahl im Operationsalter der Larve erreichen alle Muskeln die normale Adultzahl.
7. Durch die metathorakalen Operationen werden auch die Muskeln von Meso- und Prothorax geschädigt, allerdings bedeutend weniger. Die starke Vergrößerung mehrerer Muskeln, namentlich im Prothorax dürfte mit der beträchtlichen Verlängerung der postoperativen Larvalzeit zusammenhängen. Die Seitenunterschiede sind auch bei den Muskeln der vorderen Segmente deutlich ausgebildet.

Histologische Ergebnisse

1. Alle Muskelfasern sind tubulär. Am Faserrand liegende lamellenartige Fibrillenreihen sind typisch für das Querschnittsbild der Faser.
2. Der Lamellenkranz einer adulten Faser besteht aus Fibrillenreihen verschiedener Grösse und Herkunft.
3. Der Lamellenkranz einer abgespaltenen Faser muss zu einem grossen Teil neu aufgebaut werden. Dies geschieht, indem die ganz aus dem Rand der Ursprungsfaser übernommenen Lamellen am innern Rand kurze Fibrillenreihen abspalten. Ausserdem sind kleine Lamellen, die aus der Randzone der bei der Spaltung ins Faserinnere verlagerten Fibrillenreihen hervorgegangen sind, am Aufbau beteiligt.

4. Die teilungsbereite Faser ist im Querschnittsbild erkennbar an ihrer runden Form, ihrer Grösse und ihrer von den andern Fasern deutlich abweichenden Innenstruktur. Vielfach liegen Einwüchse des die Faser umhüllenden Sarkolemm vor.
5. Die Muskelfasern sind vielkernig. Die Kerne sind langgestreckt und befinden sich in der larvalen und in der adulten Faser direkt unter dem Sarkolemm. Bein- und Flugmuskeln unterscheiden sich in der Kernzahl nur wenig.
6. Der Beinmuskel 178 (fast muscle) weist Verzahnungen des Sarkolemm in die Z-Membran auf, die in Verwandtschaft zu den Glanzstreifen des Herzmuskels der Vertebraten stehen könnten.

LITERATUR

- BALDWIN, W. M. 1913. *The relation of the Sarcolemma to the muscle cells of voluntary vertebrate striped muscle fibres and its morphological nature*. Z. allg. Physiol. 14: 146-160.
- BASLER, W. 1969. *Untersuchung der Nervenwirkung bei Antheraea pernyi Guer. (Lep.) unter besonderer Berücksichtigung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln*. Rev. suisse Zool. 76: 297-355.
- BEAMENT, J. W. L. 1958. *A paralysing agent in the blood of cockroaches*. J. Ins. Physiol. 2: 199-214.
- BECHT, G. and D. DRESDEN. 1956. *Physiology of the locomotory muscles in the cockroach*. Nature 177: 836-837.
- 1960. *Neuromuscular transmission in the coxal muscles of the cockroach*. J. Ins. Physiol. 4: 191-201.
- BERANEK, R. and J. NOVOTNY. 1958. *Spontaneous electrical activity in the denervated muscles of the cockroach, Periplaneta americana*. Nature 182: 957-958.
- BODENSTEIN, D. 1955. *Contributions to the problem of regeneration in insects*. J. exp. Zool. 129: 209-224.
- 1957. *Studies on nerve regeneration in Periplaneta americana*. J. exp. Zool. 136: 89-115.
- 1959. *Hormon and nerves in regeneration*. Physiol. of Insect development ed. by F. Campbell, Univ. Press, Chicago: 151-157.
- BOGA, L. von. 1937. *Beiträge zur Kenntnis des Muskelgewebes von Trichopterenlarven. Eine mikroskopische Studie des feineren Baus des Insektenkörpers*. Zeitschr. Zellf. 27: 568-602.
- BUCHER, O. 1965. *Histologie und mikroskopische Anatomie des Menschen*. Med. Verlag Hans Huber, Bern/Stuttgart: 191-194.
- CARBONELL, C. S. 1947. *The thoracic muscles of the cockroach Periplaneta americana* L. Smith. Misc. Coll. 102, n° 2: 2-23.
- CASE, J. F. 1956. *Spontaneous activity in denervated insect muscle*. Science 124: 1079-1080.
- CIACCIO, G. 1937. *Ricerche sulle fibre muscolari striate scheletriche soggette a processi regressivi per agenti fisiologici, patologici e nemici*. Z. Zellforsch. 27: 764-815.

- DRESCHER, W. 1960. *Regenerationsversuche am Gehirn von Periplaneta americana unter Berücksichtigung von Verhaltensänderung und Neurosektion*. Z. Morph. Oekol. Tiere 48: 576-649.
- EDWARDS, G. A. 1954a. *Electron microscope studies of insect muscle. I. Flight and coxal muscle of Hydrophilus piceus*. Ann. Ent. Soc. of America, 47: 343-353.
- EDWARDS, G. A. 1954b. *Electron microscope studies of insect muscle. II. Flight and leg muscles of Belostoma and Periplaneta*. Ann. Entom. Soc. of America, 47: 459-467.
- 1957. *The fine structure of insect peripheral nerves and neuromuscular junctions*. Anatom. Rec. 128: 543.
- , RUSKATT, u.a. 1956. *Comparative cytophysiology of striated muscle with special reference to the role of the endoplasmatic reticulum*. J. Biophysic. Biochem. Cytol. 2, Suppl.: 143-156.
- EIGENMANN, R. 1965. *Untersuchungen über die Entwicklung der dorsolongitudinalen Flugmuskeln von Antheraea pernyi Guer. (Lepidoptera)*. Revue suisse Zool. 72: 789-840.
- ENGELMANN, F. und M. LÜSCHER. 1956. *Zur Frage der Auslösung der Metamorphose bei Insekten*. Naturwissenschaften 2: 43-44.
- ENGELMANN, R. W. 1873. *Mikroskopische Untersuchungen über die quergestreifte Muskelsubstanz*. Pflügers Archiv für Physiol. 7: 33-71.
- ERMIN, R. 1939. *Ueber Bau und Funktion der Lymphocyten bei Insekten (Periplaneta americana)*. Zeitschr. Zellforsch. 29, Abt. A: 613-669.
- FINLAYSON, L. H. 1956. *Normal and induced degeneration of abdominal muscles during metamorphosis in the Lepidoptera*. Quart. J. microsc. Sc. III Ser. 97: 215-233.
- 1960. *A comparative study of the effects of denervation on the abdominal muscles of Saturniid moths during pupation*. J. Ins. Physiol. 5: 108-119.
- FISCHER, O. V. 1927. *Die Entwicklung von Periplaneta americana*. Mitt. Naturforsch. Ges. Bern: 5-7.
- FRANKE, H. 1960. *Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Blutgerinnung bei Periplaneta americana*. L. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. Physiol. 68: 499-518.
- GIER, H. 1947. *Growth rate in the cockroach, Periplaneta americana L.* Ann. ent. Soc. Amer. 40: 303-317.
- GUTHRIE, D. M. 1962. *Regenerative Growth in insect nerve axons*. J. Ins. Physiol. 8: 79-92.
- HAGOPIAN, M. 1966. *The myofilament arrangement in the femoral muscle of the cockroach, Leucophaea maderae Fabricius*. J. Cell. Biol. 28: 545-562.
- HOLMGREN, E. 1908. *Ueber die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern, nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern*. Arch. Mikrosk. Anat. 71: 165-247.
- JONES, W. H. and R. BARER. 1948. *Electron microscopy of the sarcolemm*. Nature 161: 1012.
- KARNOVSKY, M. J. 1964. *The localisation of Cholinesterase activity in rat cardiac muscle by electron microscopy*. J. Cell. Biol. 23: 217-232.
- KLEIN, H. 1933. *Zur Biologie der amerikanischen Schabe, Periplaneta americana*. Z. wiss. Zool. 144: 102-122.
- KOPEČ, S. 1923. *The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integument in insects*. J. exp. Zool. 37: 15-25.

- LÜSCHER, M. und ENGELMANN, F. 1955. *Ueber die Steuerung der Corpora allata-Funktion bei der Schabe Leucophaea maderae*. Rev. suisse Zool. 62: 649-657.
- MARCEAU, F. 1903. *Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiques dans la série des vertébrés*. Ann. Sc. Nat., Ser. 8, 19: 191-365.
- MAYR, R. 1966. «Glanzstreifenähnliche» Skelettmuskelfaserverbindungen. Verh. Anat. Ges. 61. Vers.: 593-596.
- NELSON, D. A. and S. E. BENSON. 1963. *On the structural continuities of the transverse tubular system of rabbit and human myocardial cells*. J. Cell. Biol. 16: 297-313.
- NIJENHUIS, E. D. and D. DRESDEN. 1952. *A micromorphological study on the sensory supply of the mesothoracic leg of the American cockroach, Periplaneta americana*. Proc. Ned. Ak. Wet. 55. ser. C: 300-310.
- 1955. *On the topographical anatomy of the nervous system of the mesothoracic leg of the American roach (Periplaneta americana)*. I. Proc. Ned. Ak. Wet. 58, ser. C: 121-130.
- 1955. *On the topographical anatomy of the nervous system of the mesothoracic leg of the American roach (Periplaneta americana)*. II. Proc. Ned. Ak. Wet. 58, ser. C: 131-136.
- NÜESCH, H. 1952. *Ueber den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei Telea polyphemus (Lepid.)*. Rev. suisse Zool. 59: 294-301.
- 1954. *Segmentierung und Muskelinnervation bei Telea polyphemus (Lep.)*. Rev. suisse Zool. 61: 420-428.
- 1955. *Das thorakale Nervenmuskelsystem der Puppe von Telea polyphemus*. Rev. suisse Zool. 62: 211-218.
- 1957. *Ueber die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung anderer Organe*. Verh. Naturforsch. Ges. Basel. 68: 194-216.
- 1962. *Zur Entwicklung der Muskelfunktion*. Verh. Naturforsch. Ges. Basel, 73: 352-353.
- 1965. *Die Imaginalentwicklung von Antheraea polyphemus Cr. (Lepid.)*. Zool. Jb. Anat. 82: 393-418.
- 1968. *The role of the nervous system in insect morphogenesis and regeneration*. Ann. Rev. Entom. 13: 27-43.
- O'FARELL, A. F., A. STOCK and J. MORGAN. 1956. *Regeneration and the moulting cycle in Blattella germanica L. IV. Single and repeated regeneration and metamorphosis*. Austr. J. Biol. Sciences 9. (3): 406-422.
- PENZLIN, H. 1964. *Die Bedeutung des Nervensystems für die Regeneration bei den Insekten*. Arch. Entw. Mech. 155: 152-161.
- 1965. *Die Bedeutung von Hormonen für die Regeneration bei Insekten*. Zool. Jb. allg. Zool. Physiol. 71: 584-594.
- PIPA, R. L. and E. F. COOK. 1959. *Studies on the hexapod nervous system. I. The peripheral distribution of the thoracic nerves of the adult cockroach, Periplaneta americana*. Ann. Entom. Soc. Amer. 52: 695-709.
- 1958. *The structure and histochemistry of the connective tissue of the sucking lice*. J. Morphol. 103: 353-385.
- PRINGLE, J. W. S. 1938. *The motor mechanism of the insect leg*. J. exp. Biol. 16: 220-231.
- 1939. *The reflex mechanism of the insect leg*. J. exp. Biol. 17: 8-17.
- 1957. *Insect Flight*. Cambridge Univ. Press.
- ROBINSON, W. 1928. *A study of the effect of shock on insects*. J. agric. Res. 37: 743-748.

- ROEDER, K. D. and E. A. WEIANT. 1950. *The electrical and mechanical events of neuromuscular transmission in the cockroach, Periplaneta americana* L. J. exp. Biol. 27: 1-13.
- SCHAFER, 1949. *Essentials of Histology*. Ed. by H. M. Carleton u. E. H. Leach, Lea and Febiger, Philadelphia.
- SCHARRER, B. 1941. *Neurosection II: Neurosecretory cells in the central nervous system of cockroaches*. J. comp. Neurol. 74: 93-108.
- 1952a. *The effect of the interruption of the neurosecretory pathway in the insect Leucophaea maderae*. Anat. Rec. 112: 386-387.
- 1952b. *Neurosection XI: The effect of nerve section on the intercerebralis-cardiacum-allatum-system of the insect Leucophaea maderae*. Biol. Bull. 102: 261-272.
- 1952c. *Ueber endocrine Vorgänge bei Insekten*. Pflügers Archiv ges. Physiol. 255: 154-163.
- SJÖSTRAND, F. S., E. ANDERSSON-CEDERGREN and M. M. DEWEY. 1958. *The ultrastructure of the intercalated discs of frog, mouse and Guinea pig cardiac muscle*. J. Ultr. Res. 1: 271-287.
- SMIT, W. A. 1958. *Muscle Fibres of the fast and the slow contracting muscles of the mesothoracic leg of the American cockroach (Periplaneta americana)*. Nature, 181: 1073-1074.
- SNODGRASS, R. E. 1935. *Principles of insect morphology*. Mc Graw Hill Book Comp. New York/London.
- TIEGS, O. W. 1955. *The flight muscles of insects*. Philosoph. Trans. roy. Sci. 238: 221-245.
- WALLS, E. W. 1960. *The microanatomy of muscle* in: *Structure and function of muscle*, ed. G. H. BOURNE. Vol. I: 21-61. Acad. Press, New York/London.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1940. *The determination of characters at metamorphosis in Rhodnius prolixus (Hemiptera)*. J. exp. Biol. 17: 201-222.
- 1956. *Formation and involution of striated muscle fibres during the growth and moulting cycles of Rhodnius prolixus (Hem.)* Quart. Journ. of Microsc. Science 97: 465-480.
- 1964. *The hormonal regulation of growth and reproduction in insects*. Adv. Ins. Physiol. 2: 247-344.
- WILLIAMS, C. M. and H. A. SCHNEIDERMAN. 1952. *The necessity of motor innervation for the development of insect muscles*. Anat. Rec. 113: 560.
-



PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & C^{ie}, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte

Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches

Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen

Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 77 — FASCICULE 2

	Pages
N° 17. ZWICK, Peter. Was ist <i>Nemoura marginata</i> F. J. Pictet 1836 ? Bestimmung eines Neotypus und Beschreibung einer neuen europäischen <i>Nemoura</i> -Art. (Ins. Plecoptera). Mit 2 Abbildungen	261-272
N° 18. STEMMLER, Othmar. Die Sandrasselotter aus Westafrika: <i>Echis carinatus ocellatus</i> subsp. nov. (<i>Serpentes, Viperidae</i>). Mit 2 Abbildungen	273-282
N° 19. OTT, Jürg und Jürgen OLERT. Färbungsunterschiede zwischen <i>Sorex araneus</i> Linnaeus 1758 und <i>Sorex gemellus</i> Ott 1968 (<i>Mammalia, Insectivora</i>). Mit 2 Abbildungen und 5 Tabellen	283-291
N° 20. GISIN, Hermann et Maria Manuela da GAMA. Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de <i>Pseudosinella</i> cavernicoles (Insecta: Collembola). Avec 8 figures dans le texte	293-304
N° 21. PILLERI, G. <i>Platanista gangetica</i> , a dolphin that swims on its side. With 6 figures	305-307
N° 22. MEDVEDEV, L. N. A list of Chrysomelidae collected by Dr. W. Wittmer in Turkey. (<i>Coleoptera</i>). With 1 figure	309-319
N° 23. VILLIERS, A. <i>Emesinae</i> des grottes de Ceylan (<i>Hem. Heter. Reduviidae</i>). Avec 9 figures dans le texte	321-325
N° 24. BOTT, Richard. Betrachtungen über die Entwicklungsgeschichte und Verbreitung der Süsswasser-Krabben nach der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Genf/Schweiz. Mit 15 Abbildungen und 2 Karten	327-344
N° 25. CONSTANTINIDIS, J., J. C. de la TORRE, R. TISSOT et H. HUGGEL. Les monoamines cérébrales lors de l'hibernation chez la chauve-souris. Avec 2 figures dans le texte	345-352
N° 26. KRAUS, C., M. GIHR und G. PILLERI. Das Verhalten von <i>Cuniculus paca</i> (Rodentia, Dasypsectidae) in Gefangenschaft. Mit 14 Abbildungen	353-388
N° 27. SZESZAK, Josef. Untersuchungen zur Kälteanpassung und zur Funktion des braunen Fettgewebes bei <i>Rattus norvegicus</i> alb. Mit 9 Abbildungen und 4 Tabellen	389-434
N° 28. CLAUDE, Caesar. Biometrie und Fortpflanzungsbiologie der Rötelmaus <i>Clethrionomys glareolus</i> (Schreber, 1780) auf verschiedenen Höhenstufen der Schweiz. Mit 16 Abbildungen und 16 Tabellen	435-480
N° 29. TEUTSCH-FELBER, Dorothea. Experimentelle und histologische Untersuchungen an der Thoraxmuskulatur von <i>Periplaneta americana</i> L. Mit 11 Abbildungen	481-524

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
DE GENÈVE



GENÈVE

IMPRIMERIE KUNDIG
SEPTEMBRE 1970

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 77 — FASCICULE 3

Rédaction

EMILE DOTRENS

Directeur honoraire du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1970:

SUISSE Fr. 155.—

UNION POSTALE Fr. 160.—
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées
à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,
Muséum d'Histoire naturelle, Genève

COMMUNICATIONS

FAITES A L'ASSEMBLÉE GÉNÉRALE DE LA SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE,
TENUE A GENÈVE LES 11 ET 12 AVRIL 1970

MITGETEILT AN DER GENERALVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN
ZOOLOGISCHEN GESELLSCHAFT IN GENÈVE DEN 11. UND 12. APRIL 1970

Communications publiées plus tard ou ailleurs:

Werden später oder an anderem Orte mitgeteilt:

Morel, J. et Meylan, A. (Domaine de Changins, Nyon). Une pullulation de campagnols terrestres (*Arvicola terrestris* L.) (Mammalia-Rodentia).

Schütz, E. (Münchenbuchsee). Wirkung und Umweltfaktoren auf das Nestbauverhalten des dreistachligen Stichlings (*Gasterosteus aculeatus*).

Bolis, L., Luly, P. et Huggel, Hj. (Genève). L'influence de la température sur la respiration des Erythrocytes de la truite (*Salmo trutta fario*).

Nicolet, G. (Genève). Mise en évidence du rôle de la chorde dorsale dans la différenciation des somites chez les oiseaux.

Galléra, G. (Genève). Différence de réactivité à l'inducteur neurogène entre l'ectoblaste de l'aire opaque et celui de l'aire pellucide chez le Poulet.

Guénin, H. A. (Lausanne). La présence de faisceaux fibrillaires intrachromosomiques chez *Tettigonia viridissima* L. et *T. cantans* Fuessly dans les spermatoctes jeunes.

Stadler, H. (Bern). Früheffekt von Thyroxin auf die RNS-Synthese im Gehirn von *Zenophus*-Larven. Autoradiographische Untersuchungen.

Neuenschwander, P. und Weber, R. (Bern). Spontane und induzierte Metamorphose bei Larven des Krallenfrosches (*Zenophus leavis* Daud.) im Kälteversuch. Eine ausführliche Publikation erscheint in W. Roux' Archiv (1970).

Ponse, K. et Vecsey, A. (Genève). Survie et croissance insolites de Cobayes femelles hypophysectomisées.



N° 30. A. Aeschlimann, W. Büttiker, P. A. Diehl, G. Eichenberger, R. Immler et N. Weiss. — Présence d'*Ixodes trianguliceps* (Birula, 1895) et d'*Ixodes apronophorus* (Schulze, 1924) en Suisse (Ixodoidea; Ixodidae)¹. (Avec 2 figures)

Institut de Biologie animale Fribourg et Institut tropical suisse, Bâle.

INTRODUCTION

Les rongeurs et insectivores sont les hôtes fréquents des immatures de nombreuses espèces de tiques. Rares sont cependant les Ixodides qui accomplissent leur cycle entier sur ces animaux. En Suisse, seuls *Ixodes (Exopalpiger) trianguliceps* et *Ixodes apronophorus* présentent cette particularité. Les deux espèces sont monotropes (stricte spécificité parasitaire pour des groupes zoologiques d'hôtes bien définis), triphasiques (larves, nymphes et adultes se gorgent chacun une fois sur l'hôte, chaque repas sanguin étant suivi d'une période de vie libre) et endophiles (les trois stades évolutifs, en dehors des phases parasitaires, vivent soit au ras du sol, protégés sous les feuilles mortes ou au pied de la litière herbeuse, soit dans les nids et les galeries des rongeurs et insectivores).

Dans le présent travail, nous nous proposons de commenter la distribution d'*I. trianguliceps* dans notre pays. D'autre part, la présence d'*I. apronophorus* est signalée pour la première fois en Suisse².

Ces deux espèces sont de possibles vecteurs de maladies. Ainsi *I. trianguliceps* jouerait-il un rôle dans le maintien du virus de l'encéphalite au sein d'une population de rongeurs. Il en irait de même pour les agents infectieux de la fièvre hémorragique et de la tularémie. (Bibliographie chez KORENBERG & LEBEDEVA, 1969). Quant à *I. apronophorus*, la tique héberge également le bacille de la tularémie (POMERANTZEV, 1950). Rappelons que des cas d'encéphalite et de tularémie ont été mentionnés en Suisse. Toutefois, l'isolation des germes à partir des tiques vectrices n'a pas encore été réussie (AESCHLIMANN, BÜTTIKER & EICHENBERGER, 1969).

¹ Travail réalisé grâce à l'appui financier du Fonds national suisse de la recherche scientifique, requêtes n°s 4086, 4793 et 5336.

² Nous remercions vivement le Prof. B. Hörning (Institut de médecine vétérinaire, Berne), le Dr A. Meylan (Station fédérale de Recherches agronomiques, Nyon), le Dr W. Aellen (Muséum d'Histoire naturelle, Genève), le Dr J. P. Aeschlimann (Institut d'Entomologie appliquée, EPF, Zürich) et M. W. Fuchs (Ibach) pour l'envoi de précieuses récoltes.

***Ixodes trianguliceps* (Birula 1895)**

RÉCOLTES PERSONNELLES:

Date	Localité	Hôte	♀♀ ♂♂	NN	LL
12. 7.42	Winterthur	<i>Clethrionomys glareolus</i>	1		
Eté 63	Göscheneralp	<i>Clethrionomys glareolus</i>	1	1	
Eté 63	Göscheneralp	<i>Clethrionomys glareolus</i>	2	1	
Eté 63	Göscheneralp	<i>Sorex araneus</i>		4	
Eté 63	Göscheneralp	<i>Sorex araneus</i>		7	2
Eté 63	Göscheneralp	<i>Pitymys subterraneus</i>		3	1
Eté 63	Göscheneralp	<i>Neomys fodiens</i>		1	
Eté 63	Göscheneralp	<i>Neomys fodiens</i>		2	
26. 4.66	Rüttenen	<i>Apodemus flavicollis</i>		1	
16. 5.66	Büsserach	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
16. 5.66	Büsserach	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
3. 6.66	Allschwilerwald	<i>Crocidura russula</i>		1	
Eté 66	Wallisellen	<i>Apodemus flavicollis</i>	1		
Eté 66	Uetliberg	<i>Clethrionomys glareolus</i>	1	1	
Eté 66	Unterägeri	<i>Sorex araneus</i>		1	4
Eté 66	Unterägeri	<i>Apodemus flavicollis</i>		1	
Eté 66	Unterägeri	<i>Clethrionomys glareolus</i>		3	
Eté 66	Unterägeri	<i>Sorex alpinus</i>			7
Eté 66	Pfaffensprung	<i>Sorex araneus</i>			4
Eté 66	Pfaffensprung	<i>Clethrionomys glareolus</i>			4
Eté 66	Pfaffensprung	<i>Sorex alpinus</i>			6
Eté 66	Pfaffensprung	<i>Sorex minutus</i>			1
Eté 66	Husen	<i>Sorex alpinus</i>		9	17
Eté 66	Husen	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
Eté 66	Husen	<i>Clethrionomys glareolus</i>		5	3
Eté 66	Husen	<i>Sorex araneus</i>			6
Eté 66	Husen	<i>Sorex minutus</i>			2
3. 8.66	Zernez	<i>Microtus arvalis</i>		1	
12. 8.66	Bartenheim (Alsace)	<i>Apodemus sylvaticus</i>		2	
12. 8.66	Möhlin	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
19. 8.66	Maisprach	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
19. 8.66	Maisprach	<i>Apodemus flavicollis</i>			2
19. 8.66	Maisprach	<i>Apodemus sylvaticus</i>			1
19. 8.66	Maisprach	<i>Apodemus flavicollis</i>			2
23. 8.66	Gempfen	<i>Apodemus flavicollis</i>			6

Date	Localité	Hôte	♀♀ ♂♂	NN	LL
23. 8.66	Gempen	<i>Clethrionomys glareolus</i>			4
23. 8.66	Gempen	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
23. 8.66	Gempen	<i>Clethrionomys glareolus</i>			2
23. 8.66	Gempen	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
23. 8.66	Gempen	<i>Apodemus flavicollis</i>			6
25. 8.66	Oberwil	<i>Apodemus sylvaticus</i>			1
25. 8.66	Bölchenfluh	<i>Apodemus flavicollis</i>			2
19.10.66	Etagnières	<i>Apodemus sylvaticus</i>	1		
19.10.66	Etagnières	<i>Apodemus sylvaticus</i>			1
19.10.66	Etagnières	<i>Apodemus sylvaticus</i>			2
19.10.66	Etagnières	<i>Apodemus sylvaticus</i>			1
19.10.66	Etagnières	<i>Apodemus sylvaticus</i>			5
19.10.66	Etagnières	<i>Apodemus sylvaticus</i>			1
19.10.66	Etagnières	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
6.12.66	Bartenheim (Alsace)	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
14. 1.67	Rütihart (MuttENZ)	<i>Apodemus sylvaticus</i>			2
15. 7.67	Berne/Felsenau	<i>Sorex araneus</i>		1	
8. 8.67	Zuoz	<i>Microtus arvalis</i>		1	
24. 8.67	ZerneZ	<i>Microtus agrestis</i>	1	6	
29. 9.67	Court/Moutier	Nid de rongeur	1		
6. 4.68	Rennaz	<i>Apodemus sylvaticus</i>			5
7. 4.68	Rennaz	<i>Apodemus sylvaticus</i>			1
7. 4.68	Rennaz	<i>Apodemus sylvaticus</i>		1	1
18. 5.68	Brassus	<i>Arvicola terrestris</i>	1		
30. 5.68	Rennaz	<i>Apodemus sp.</i>			1
30. 5.68	Rennaz	<i>Clethrionomys glareolus</i>		3	6
30. 5.68	Rennaz	<i>Apodemus sp.</i>		3	2
30. 5.68	Rennaz	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
30. 5.68	Rennaz	<i>Apodemus sylvaticus</i>			1
30. 5.68	Rennaz	<i>Apodemus sylvaticus</i>		1	
31. 5.68	Rennaz	<i>Apodemus sp.</i>			1
8.-10.7.68	Les Haudères	<i>Clethrionomys glareolus</i>	2		
11. 6.69	ZerneZ	<i>Clethrionomys glareolus</i>		3	
25. 8.69	Duillier	<i>Apodemus sp.</i>			1
25. 8.69	Duillier	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
25. 8.69	Genolier	<i>Apodemus flavicollis</i>			1
26. 8.69	Duillier	<i>Clethrionomys glareolus</i>			1
26. 8.69	Duillier	<i>Apodemus sp.</i>			1
28. 8.69	Duillier	<i>Apodemus sp.</i>		1	
28. 8.69	Duillier	<i>Apodemus sp.</i>			1

Date	Localité	Hôte	♀♀	♂♂	NN	LL
28. 8.69	Genolier	<i>Clethrionomys glareolus</i>				1
28. 8.69	Genolier	<i>Apodemus</i> sp.				1
28. 8.69	Genolier	<i>Apodemus</i> sp.				1

I. trianguliceps était connu depuis longtemps en Suisse. NUTALL & WARBURTON (1911) le décrivent, sous le nom d'*I. tenuirostris*, en provenance de l'Engadine (fig. 1, A et B). Voici le détail des récoltes de ces auteurs:

Août 1901, Tarasp (1414 m), sans indication d'hôte, 1 ♀

Juillet 1904, Champfèr (1820 m), sur *Microtus arvalis*, ♀♀ et ♂♂

Juillet 1904, Champfèr (1820 m), sur *Clethrionomys glareolus*, 1 ♀ 1 ♂



FIG. 1

Distribution d'*Ixodes trianguliceps* et d'*Ixodes apronophorus* en Suisse à la fin de l'année 1969.

○ : *I. trianguliceps*.

● : *I. apronophorus*.

◐ : Localité où les deux espèces ont été récoltées.

- A) Champfèr, GR (1820 mètres); B) Tarasp, GR (1414 m); 1) Bartenheim (Alsace, France, 300 m); 2) Allschwilerwald, BL (320 m); 3) Oberwil, BL (400 m); 4) Rütihart p/Muttenz, BL (350 m); 5) Gempen, BL (740 m); 6) Möhlin, AG (300 m); 7) Maisprach, AG (630 m); 8) Büsserach, SO (400 m); 9) Bölchenfluh, BL (1102 m); 10) Uetliberg, ZH (816 m); 11) Wallisellen, ZH (431 m); 12) Winterthur, ZH (439 m); 13) Court/Moutier, BE (666 m); 14) Berne/Felsenau, BE (534 m); 15) Brassus, VD (1022 m); 16) Etagnières, VD (631 m); 17) Chésérèx, VD (529 m); 18) Genolier, VD (562 m); 19) Duillier, VD (469 m); 20) Rennaz, VD (381 m); 21) Vionnaz, VS (383 m); 22) Les Haudères, VS (1440 m); 23) Göscheneralp, UR (2300 m); 24) Husen, UR (1186 m); 25) Pfaffensprung, UR (900 m); 26) Zuoz, GR (1695 m); 27) Zernez, GR (1474 m); 28) Unterägeri, ZG (729 m).

L'Engadine est une haute vallée alpine comme en témoignent les altitudes portées entre parenthèses après le nom des localités. Nos références publiées en 1965 (AESCHLIMANN et al.) provenaient également d'une région d'altitude élevée (Göscheneralp, 2300 m; fig. 1, n°. 23). Notre opinion d'alors, partagée par MOREL (1965), prévoyait pour *I. trianguliceps* une distribution se limitant, en Europe occidentale, à des biotopes favorables situés au-dessus de 1000 m (Alpes, Massif central, Pyrénées). En Europe septentrionale (Pologne et URSS), pays au climat froid, l'espèce se rencontre régulièrement en plaine, en association étroite avec l'extension des forêts à frênes, charmes, bouleaux, sapins, aunes, chênes et ormes (LACHMAJER, 1962; KORENBERG & LEBEDEVA, 1969). Ces deux derniers chercheurs notent que la tique est présente des montagnes de Crimée et du Caucase jusqu'au cercle polaire. D'autre part, quelques récoltes ont été faites par divers auteurs en Scandinavie, au Danemark, en Tchécoslovaquie, Hongrie, Bulgarie et Roumanie, en Autriche, dans le nord de l'Allemagne de l'Est (voir les listes dressées par MOREL, manuscrit en communication; voir aussi KORENBERG & LEBEDOVA, 1969), en Grande-Bretagne (ARTHUR, 1963) et dans de hautes vallées italiennes (STARKOFF, 1958).

En résumé et vu les distributions énumérées ci-dessus, on pouvait admettre que *I. trianguliceps* est une tique des régions fraîches ou froides de l'Europe de l'Est et de l'URSS, ainsi que des massifs montagneux d'Europe occidentale.

Cependant, en Suisse, l'idée de considérer *I. trianguliceps* exclusivement comme une tique de montagnes n'a pu être confirmée. Au contraire, de nombreuses captures de rongeurs et insectivores nous ont permis de récolter l'espèce en plaine (altitude la plus basse: 300 m). Selon MOREL (communication personnelle), le Dr Beaucournu aurait réuni au cours de ces dernières années des observations identiques en France.

Les biotopes habités en Suisse par *I. trianguliceps* sont variés. En basse altitude, il peut s'agir de forêts composées uniquement de feuillus (chênaie à charmes). La présence d'un riche sous-bois et d'une épaisse litière de graminées est favorable au développement endophile de l'espèce. Ce genre de forêt est celle du plateau suisse (500 m). Les bosquets de bouleaux (rares en Suisse) abritent également cette tique tout comme les forêts mélangées (feuillus et conifères) que l'on trouve sur les versants du Jura et des Préalpes).

Au Jura, l'espèce est présente au-dessus de 1000 m dans les forêts où les conifères dominent.

En haute altitude (à partir de 1500 m), à l'étage subalpin, on trouve également *I. trianguliceps*, parfois dans des régions sans arbres où seuls les broussailles et un tapis d'herbes denses offrent un couvert végétal suffisant.

Dans les biotopes adéquats, la répartition d'*I. trianguliceps* n'est cependant pas régulière en dépit de la présence du grand nombre de muridés et insectivores. Si les habitants de certains terriers sont parasités régulièrement, les individus de

populations très voisines ne le sont pas forcément. Ainsi constate-t-on, au sein du même biotope, une répartition des tiques limitées à quelques-uns des étroits domaines parcourus par les hôtes spécifiques.

Répartition morcelée donc, dans le même biotope, mais aussi répartition très irrégulière entre biotopes identiques. Dans le delta du Rhône, par exemple, nous n'avons trouvé *I. trianguliceps* que dans le biotope de Rennaz (fig. 1; n° 20). Le delta offre cependant divers autres biotopes de même ordre, riches en rongeurs et insectivores, mais qui ne semblent pas être infestés par cette tique. Ces observations demandent toutefois confirmation par des récoltes, à grande échelle et répétées tout au long de l'année, des petits mammifères favorables.

Un trait commun caractérise tous les biotopes abritant *I. trianguliceps* : c'est leur humidité relativement haute. D'ailleurs, les associations végétales décrites précédemment poussent toutes sur des sols frais. La tique survit même en bordure des ruisseaux et dans les régions marécageuses. Toutefois, dans de tels biotopes, nous n'avons jamais capturé *I. trianguliceps* associé sur le même hôte à *I. apronophorus*, un Ixodide dont on sait qu'il vit « les pieds dans l'eau ». Les niches occupées par les deux espèces de tiques ne sont donc pas identiques dans le cadre du même biotope¹.

Nous ne pouvons encore tirer de conclusions définitives quant à l'activité saisonnière d'*I. trianguliceps* en Suisse. Il semble toutefois que les nymphes et les adultes soient actifs, avec des variations, du printemps à l'automne, alors que les larves le sont toute l'année. L'activité hivernale des larves a également été observée en Grande-Bretagne par COTTON & WATTS (1967). Vraisemblablement, des déplacements dans l'activité saisonnière de tous les stades évolutifs sont à prévoir en fonction de l'altitude.

Ixodes apronophorus (Schulze 1924)

RÉCOLTES PERSONNELLES:

Date	Localité	Hôte	♀♀	♂♂	NN	LL
31. 5.67	Genolier	<i>Microtus arvalis</i>	1		2	1
7. 4.68	Duillier	<i>Microtus agrestis</i>	5			
7. 6.68	Chéserex	<i>Microtus agrestis</i>	3			
25. 8.69	Duillier	<i>Apodemus sp.</i>				1
25. 8.69	Duillier	<i>Apodemus flavicollis</i>				1
25. 8.69	Chéserex	<i>Apodemus sp.</i>				1
25. 8.69	Genolier	<i>Clethrionomys glareolus</i>				2
26. 8.69	Duillier	<i>Neomys anomalus</i>				7

¹ Notons que les immatures de *I. ricinus* accompagnent fréquemment *I. trianguliceps* et *I. apronophorus* dans tous les genres de biotopes énumérés.

Date	Localité	Hôte	♀♀ ♂♂	NN	LL
28. 8.69	Duillier	<i>Clethrionomys glareolus</i>			4
28. 8.69	Duillier	<i>Neomys anomalus</i>			1
13.11.69	Vionnaz	<i>Apodemus sp.</i>			1

I. apronophorus a été trouvé en URSS, en Europe centrale (Pologne, Hongrie, Tchécoslovaquie), au Danemark, en Grande-Bretagne et en Allemagne, à Hambourg et non loin de Francfort-sur-l'Oder (distributions établies par MOREL, manuscrit en communication). Nos captures sont donc les premières non seulement pour la Suisse, mais elles représentent à ce jour les récoltes situées le plus à l'ouest en Europe occidentale (hormis la Grande-Bretagne).

Peu de choses sont à dire sur cette tique encore fort mal connue. Nos références confirment celles d'autres auteurs (POMERANTZEV, 1950; BABOS, 1964), à savoir que *I. apronophorus* vit dans les régions très humides: marécages, étangs, berges des ruisseaux. Ses hôtes normaux sont les rongeurs et insectivores affectionnant l'eau ou vivant dans ses parages immédiats. En Suisse, nous l'avons trouvé dans les marais au nord de Nyon (fig. 1, nos 17, 18 et 19) et dans le delta du Rhône (fig. 1, n° 21). Le biotope type (fig. 2) est caractérisé par la présence, dans un lambeau de forêt, d'un ruisseau se perdant en un marécage où *Equisetum maximum* représente la plante dominante. POMERANTZEV (1950) indique que les larves, les nymphes et les adultes sont particulièrement actifs du printemps au début de l'été. L'activité des larves peut se poursuivre jusqu'en novembre. Nos modestes captures s'incorporent parfaitement dans le tableau proposé par l'auteur russe.

RÉSUMÉ

Dans le présent travail, les auteurs montrent que la distribution en Suisse d'*Ixodes trianguliceps*, une tique des rongeurs et insectivores, ne se limite pas seulement aux zones montagneuses, mais que l'espèce se rencontre également en plaine. En fait, cet Ixode se retrouve dans toutes les régions du pays (Jura, Plateau, Alpes) quoique de manière irrégulière et toujours localisé dans des biotopes à caractère relativement humide.

Une autre tique des rongeurs et insectivores, *Ixodes apronophorus*, est signalée pour la première fois en Suisse. Il s'agit d'une tique des marécages et des étangs. Nos récoltes sont d'autant plus intéressantes qu'elles sont fort éloignées de tout autre lieu de capture connu, les plus proches se situant en Tchécoslovaquie, en Allemagne (Hambourg) et en Angleterre.

ZUSAMMENFASSUNG

Die vorliegende Arbeit zeigt, dass *Ixodes trianguliceps*, eine Zecke der Nager und Insektivoren, in der Schweiz nicht nur in Berggegenden, sondern auch im



FIG. 2

Biotope caractéristique de la tique *Ixodes apronophorus*
(Duillier; fig. 1, n° 19).
Les trappes à rongeurs et insectivores avaient été disposées le long du ruisseau.
On distingue nettement la profusion d'*Equisetum maximum*.

Flachland vorkommt. Diese an relativ feuchte Biotope gebundene Art findet sich regelmässig verteilt im Jura, im Mittelland und in den Alpen.

Ixodes apronophorus, ebenfalls eine Zecke der Nager und Insektivoren, wurde zum ersten Mal in der Schweiz gefunden. Dies ist besonders interessant, da sich die nächstgelegenen Fundorte weit weg in der Tschechoslowakei, in Deutschland (Hamburg) und in England befinden. Die Art lebt in sumpfigen Gebieten.

SUMMARY

The authors have studied the distribution of two different tick species in Switzerland. It is shown that *Ixodes trianguliceps*, a tick of rodents and insectivores, is present not only in the mountainous regions of the country, but also at lower levels as well. This species, requiring a rather humid biotope, can be found irregularly distributed throughout the Alps, the Jura as well as the hilly regions in between the two (Swiss Plateau).

Another species of ticks associated with rodents and insectivores, namely *Ixodes apronophorus*, was discovered for the first time in this country. This tick is usually found in swampy areas and in the vicinity of pools. The presence of *I. apronophorus* in Switzerland is very interesting, as the nearest localities, where this tick has been observed so far, are in Germany (Hamburg), Czecho-Slovakia, and Great Britain.

BIBLIOGRAPHIE

- AESCHLIMANN, A., W. BÜTTIKER et G. EICHENBERGER. 1969. *Les tiques (Ixodoidea) sont-elles des vecteurs de maladie en Suisse?* Mitt. Schweiz. Ges., 42 (4): 317-320.
- AESCHLIMANN, A., W. BÜTTIKER, A. ELBL et H. HOOGSTRAAL. 1965. *A propos des tiques de Suisse (Arachnoidae, Acarina, Ixodoidea)*. Rev. suisse Zool., 72: 577-583.
- ARTHUR, DON R. 1963. *British Ticks*. Butterworths, Londres, 213 pp.
- BABOS, S. 1964. *Die Zeckenfauna Mitteleuropas*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- COTTON, M. J. and C. H. S. WATTS. 1967. *The ecology of the tick Ixodes trianguliceps Birula (Arachnida, Acarina, Ixodoidea)*. Parasitology, 57: 525-531.
- KORENBERG, E. I. and N. N. LEBEDEVA. 1969. *Distribution and some general features of the ecology of Ixodes trianguliceps Bir. in the Soviet Union*. Folia parasit. (Praha), 16: 143-152.
- LACHMAJER, J. 1962. *The ecology of the tick Ixodes trianguliceps Bir. 1895*. Bull. Inst. mar. Med. Gdansk, 13 (4): 149-160.
- MOREL, P. C. 1965. *Présence en France de Exopalpiger trianguliceps (Birula, 1895) (Acaris, Ixodoidea)*. Ann. Parasit. hum. comp., 40: 240-242.
- 1965. Manuscrit en communication et communication personnelle.
- NUTTALL, G. H. F. and C. WARBURTON. 1911. *Ticks. A monograph of the Ixodoidea*. Part II. University Press, Cambridge.

- POMERANTZEV, B. I. 1950. *Fauna of U.S.S.R. Arachnida. Ixodid ticks (Ixodoidea)*. Traduit du russe par A. Elbl en 1959. American Institute of Biological Sciences, Washington.
- STARKOFF, D. 1958. *Ixodoidea d'Italia*. Il Pensiero Scientifico, Roma.

N° 31. **S. v. Boletzky und M. V. v. Boletzky.** — Das Eingraben in Sand bei *Sepiola* und *Sepietta* (Mollusca, Cephalopoda). (Mit 6 Textabbildungen)

Laboratoire Arago, 66 Banyuls-sur-Mer, France.

Die Ordnung der *Sepioidea* umfasst neben wenigen Formen mit rein pelagischer Lebensweise eine grosse Anzahl Gattungen und Arten, deren Vertreter als nektobenthisch zu bezeichnen sind. Beim Beutefang sind sie den Kalmarartigen ebenbürtige, äusserst geschickte Schwimmer; in Ruhe erreichen sie die Perfektion benthisch lebender Octopoden hinsichtlich Anpassung an den Untergrund. Was Octopoden durch Musternachahmung etwa bewachsener Felsen und durch Unterkriechen in Höhlungen aller Art zu ihrem Schutz aufbringen, erreichen Sepioiden, indem sie sich in den sandigen Untergrund ihres Habitats eingraben.

Die eigenartige Tatsache, dass sich Sepien und Sepiolaartige mit Hilfe ihrer auf manövrierfähiges Schwimmen und auf Beuteergreifen spezialisierten Organe im Sand einwühlen, hat schon früh Beachtung gefunden (RACOVITZA, 1894, LEVY, 1912), die Beschreibungen der Grabtechnik blieben jedoch ungenau und zum Teil fehlerhaft. So finden wir etwa in NAEF's (1923) grosser Monographie im Abschnitt über die Sepioliden nur zwei kurze Hinweise, aus denen sich keine genaue Vorstellung vom Vorgang des Eingrabens gewinnen lässt. JAECKEL (1958) widmet in seinem Beitrag „Cephalopoden“ zur „Tierwelt der Nord- und Ostsee“, in dem auch neuere Literatur verarbeitet ist, zwar einen Abschnitt dem „Graben und Eingraben“; seine Beschreibung ist jedoch unvollständig und zum Teil falsch.

Die Aufzucht im Laboratorium von 4 *Sepiola*- und 2 *Sepietta*- Arten hat es uns ermöglicht, das Eingraben bei diesen Arten während der gesamten Entwicklung zu verfolgen. Wir haben versucht, die einzelnen Phasen des Grabvorganges mit Hilfe einfacher Versuchsserien zu analysieren und allfällige Rückwirkungen von Unterschieden im Substrat auf das Verhalten der Tiere zu definieren. Die Ergebnisse dieser Experimentserien, die nur als Vorversuche gelten können, sind quantitativ noch nicht gesichert, auch für die zahlenmässig gut vertretenen Arten

nicht, bei denen die Resultate überhaupt auszuwerten waren. Sie sollen im Rahmen einer späteren Untersuchung überprüft und erweitert werden.

MATERIAL UND METHODE

Von Oktober 1969 bis März 1970 wurden im ganzen 40 Vertreter der folgenden Arten untersucht:

Sepiolo robusta (11), *Sepiolo affinis* (?) ¹ (8),
Sepiolo rondeleti (4), *Sepiolo ligulata* (4),
Sepietta neglecta (1) und *Sepietta obscura* (12).

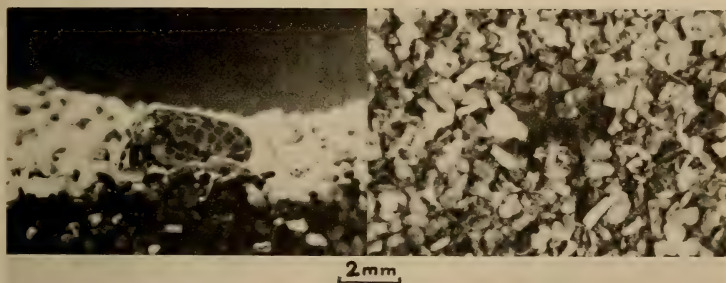


ABB. 1.

Sepietta obscura

16 Tage alt, ML 2,8 mm, auf B- Sand sitzend (links, in Seitenansicht) und beim Eingraben (rechts, von oben gesehen, in der Bildmitte sind noch die Chromatophoren des Tiers zu erkennen, die Mantelchromatophoren kontrahiert (links), die Kopfchromatophoren dilatiert (rechts), die Dorsolateralarme, die eben über den Kopf streichen, sind zwischen den Sandkörnern zu erkennen).

Alle Tiere sind im Laboratorium aus Eiern aufgezogen worden, die aus Schleppnetzfangen stammten, einzig die Eier von *Sepietta obscura* waren bereits im Laboratorium von einem eingefangenen Tier abgelegt worden.

Ein Teil der Tiere wurde vorerst in 5 l-Glasbecken ohne Sand gehalten. Bei Beginn der Beobachtungen über das Eingraben war das älteste Tier (*Sepietta neglecta*) ca 105, die jüngsten Tiere (*Sepietta obscura*) 7 Tage alt. (Nach Beendigung der Versuche wurde auch an eben geschlüpften Tieren der zweiten Generation von *Sepiolo robusta* Eingraben beobachtet).

Als Substrat dienten 3 Sorten von Sand, die im folgenden als Typus A, B und C bezeichnet werden. Mittlere Korngrösse und mittlere Sinkgeschwindigkeit betrugen:

¹ Die Art zeigt einige kleinere Abweichungen von NAEF's (1923) Beschreibung, deren systematische Bedeutung noch abzuklären ist.

A, 0,15 mm, 2,2 cm/sec; B, 0,6 mm, 6,7 cm/sec; C, 1,6 mm, 12,5 cm/sec. Beobachtet wurden die Tiere einerseits in ihren Hälterungsbecken (zu Beginn 5 l-Glasbecken, später 50 l-Plexiglasbecken, alle mit schwarz gestrichenen Wänden), deren Boden mit einer 2—3 cm dicken Schicht Sand vom Typus B bedeckt war. Diese aus praktischen Gründen (gute Selbstreinigung, für Tiere verschiedenster Körpergrösse günstiger Feinheitsgrad) getroffene Wahl könnte sich allerdings auf die Reaktion der Tiere in Versuchen mit B- Sand günstig, hinsichtlich der vergleichenden Beurteilung also störend auswirken. Für die Zeitmessungen auf verschiedenen Sandtypen wurde jeweils eine Gruppe von Tieren gleicher Art und gleicher Altersklasse aus ihrem Hälterungsbecken in ein Becken ohne Sand verbracht, aus dem sie dann einzeln für den Versuch entnommen wurden. Die Versuche selber wurden in einem 3 l-Becken (Zeitmessung des gesamten Eingrabvorganges auf A-, B- und C- Sand) bzw. in einem 5 l-Becken (Wahlversuche A/C- Sand) durchgeführt.

Die Wassertemperaturen lagen zwischen 20°C (Oktober) und 12,5°C (Januar); sie scheinen auf das Grabverhalten der Tiere keinen Einfluss zu haben. Im übrigen wurden die Versuchsbedingungen so konstant wie möglich gehalten; die Beleuchtung (Leuchtstoffröhren) änderte sich nicht während des Versuches. Da es sich zeigte, dass die meisten Tiere auf Bewegungen des Beobachters und auf Erschütterung reagieren, achteten wir darauf, jede Bewegung während der Zeitmessung zu vermeiden; aus Nebenräumen übertragene Erschütterungen waren dagegen nicht immer auszuschalten. Den stärksten Störeffekt aber hatten zweifellos die, wenn auch behutsamen, Manipulationen beim Versetzen der Tiere von einem Becken ins andere. Jede von der Hälterung getrennte Versuchsanordnung muss in dieser Hinsicht als ungenügend erscheinen.

Auswertung. Für die Bildung der Mittelwerte aller gemessenen Zeiten wurde das harmonische Mittel gewählt, das auch die Berücksichtigung extremer Zeitwerte erlaubt.

EIGENE BEOBACHTUNGEN

a) *Allgemeines*

Im Laboratorium waren die Tiere unter normalen Bedingungen während des Tages eingegraben. Bei genügender Fütterung verliessen sie den Sand nicht vor Ausschalten der Beleuchtung; ausgehungerte Tiere jagten zum Teil jedoch auch während des Tages. Innert weniger Minuten nach Verdunkelung hatten jeweils die meisten Tiere den Sand verlassen. Dem Beutefang gehen sie unter natürlichen Bedingungen vermutlich in der Dämmerung nach.

b) *Der Grabvorgang*

Das Eingraben — unter Einfluss des Lichtes nach Verdunkelung oder im Versuch — erfolgt bei allen untersuchten Arten grundsätzlich gleich:

- Absetzen mit ventral zurückgelegten Armen (Abb. 1, 2a).
- 1. Phase: Aufwirbeln des Sandes durch Wasserstrahl aus dem Trichter. Zuerst wird mit einem leichten vorwärts gerichteten Trichterstoß der Sand unter Kopf und Armen aufgewirbelt. Die entstehende Mulde dient als Halt

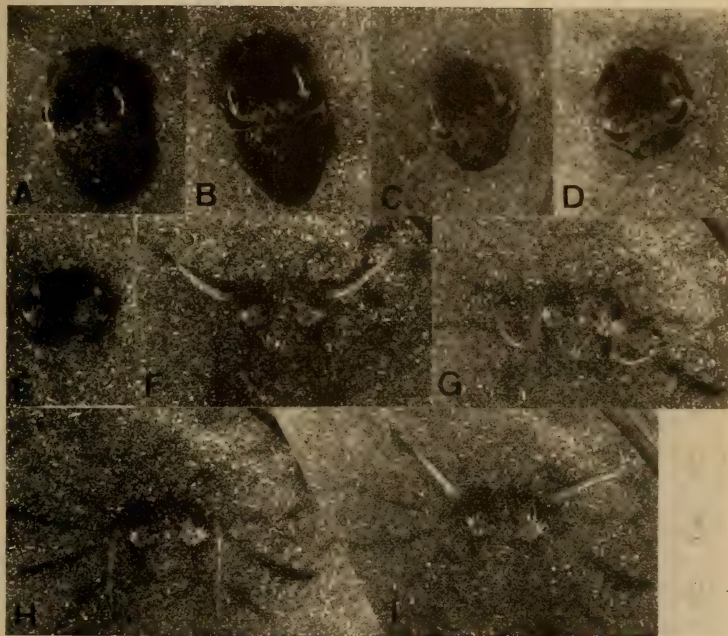


ABB. 2.

Sepietta neglecta.

150 Tage alt, ML 15 mm, beim Eingraben in A-Sand; Ausgangsstellung (a),
 1. Phase (b-e), 2. Phase (f-i). Man beachte die fächerartig den Kopf umgebenden Spuren
 der Armbewegungen (h, i).

beim nachfolgenden, rückwärts gerichteten (i.a. sehr kräftigen) Trichterstoß, mit dem Sand unter dem Körper weggeblasen wird (Abb. 2b). In den derart aufgewirbelten Sand wird der Körper unter leichter ventraler Einkrümmung und mit ventralwärts angelegten Flossen regelrecht eingetaucht, sodass die zurückfallenden Sandkörner den Körper schon teilweise bedecken (Abb. 2c). Darauf folgt ein wiederum vorwärts gerichteter Trichterstoß, bei dem Arme

und Kopf „einsinken“, und mit einem rückwärts gerichteten Trichterstoss wird der Mantelsack weiter unter die Sandoberfläche getaucht (Abb. 2d, e). Unter günstigsten Bedingungen kann ein Tier nach vier alternierend vor- und rückwärtsgerichteten Trichterstössen, die in schneller Folge innert weniger Sekunden ablaufen, praktisch völlig eingegraben sein; einzig die Augenhöcker und vielfach auch die Nackenpartie stehen leicht über die Sandoberfläche vor. Unter ungünstigen Substratverhältnissen oder bei schwachen Tieren sind zahlreiche Trichterstösse nötig, die sich dann über längere Zeit verteilen. Auf weitere Besonderheiten im Zusammenhang mit ungünstigen Substratverhältnissen kommen wir später zurück.

- 2. Phase: Zusammenwischen von Sand mit Hilfe der Dorsolateralarme. Teils unmittelbar nach Beendigung der 1. Phase, teils nach einer mehr oder weniger langen Pause werden die Dorsolateralarme weit über die Sandoberfläche ausgestreckt (sie erreichen dabei etwa das Doppelte ihrer normalen Länge und werden so dünn, dass sie irrtümlich als Tentakeln angesehen werden könnten) und dann horizontal gekrümmt in wischender Bewegung über den Kopf zurückgezogen (Abb. 2f-i). Dieser Vorgang, bei dem kleinere Sandmengen mitgezogen werden, wird mehrmals wiederholt und verläuft immer bei beiden Armen synchron. In weitem Umkreis um den Kopf wird derart die Sandoberfläche intensiv bestrichen, zuweilen während längerer Zeit, in der manche Tiere (*Sepietta obscura*) auch mit weit ausgestreckten Armen sekundenlang verharren. Zu Ende der 2. Phase sind „erfolgreiche“ Tiere so vollständig eingegraben, dass sie häufig auch bei sorgfältigster Musterung der Sandoberfläche nicht mehr zu entdecken sind. Weder Trichterrohr noch Mantelspalte sind bei völlig eingegrabenen Tieren sichtbar.

Es sei schon hier festgehalten, dass einzig Trichter und Arme direkt am Grabvorgang beteiligt sind, nicht aber die Flossen.

Abweichungen von dem oben beschriebenen Aktionsschema ergeben sich vor allem in der 1. Phase bei ungünstigem Substrat. Bei im Verhältnis zur Körpergrösse des Tieres sehr grobkörnigem Sand können die Trichterstösse mit Wischbewegungen der ventralen Arme unterstützt werden; zudem werden die heftigen Trichterstösse, solange die Sandoberfläche keinen genügenden Halt (Mulde) bietet, mit lebhaften, dem Trichterstoss entgegengerichteten Flossenschlägen kompensiert. Daraus mögen sich die irrtümlichen Angaben älterer Autoren ergeben haben (NAEF, 1923, u.a.), laut denen die Flossen unmittelbar am Graben beteiligt sind. Es ist in jedem Fall deutlich zu sehen, dass die Flossen, sobald sie mit dem Sand in Berührung kommen, an den Mantel angelegt werden.

Tiere, die sich in relativ sehr grobkörnigem Sand in der 1. Phase nicht oder nur teilweise einzugraben vermochten, gehen im allgemeinen nach einer gewissen Zeit zur 2. Phase über, die grundsätzlich nicht anders als auf feinerem Sand

verläuft, in der sie sich aber meist nicht mehr vollständig mit Sand bedecken können.

Gräbt sich ein Tier neben einem festen Hindernis, z.B. nahe der Wand des Versuchsbeckens, ein, so ist der Ablauf der 2. Phase insofern gestört, als die Bewegungen der beiden Dorsolateralarme zwar immer noch synchron ablaufen, aber verschieden gerichtet sein können.

c) Versuchsergebnisse

Aus den allgemeinen Beobachtungen, auf die wir näher im letzten Abschnitt eingehen werden, ergibt sich der Eindruck, dass das Grabverhalten der untersuchten Arten ein eigentümliches, konstantes Muster aufweist. Wir haben uns die Frage gestellt, ob es einerseits artspezifische Ausprägungen zeigt, und ob andererseits Rückwirkungen des Substrates auf seine Ausdrucksform festzustellen sind.

In einer ersten Versuchsserie haben wir bei allen Arten die individuellen Zeiten gemessen:

- zwischen Einsetzen in das Versuchsbecken und Beginn der 1. Phase des Eingrabens,
- zwischen Beginn der 1. Phase und Beginn der 2. Phase, also einschliesslich einer allfälligen Ruhepause (●),
- zwischen Beginn und Ende der 2. Phase (▲).

Nach Beendigung der 2. Phase oder nach 6 Minuten wurde jedes Tier wieder in ein sandfreies Becken verbracht. Nach weiteren 5 Minuten wurde der Versuch wiederholt.

Die Reaktionszeit, die zwischen Einsetzen und Beginn des Grabens verstreicht, ist selbstverständlich ein künstliches Element, das sich aus der Versuchsanordnung ergibt. Die Ergebnisse dieser Messungen sind daher mit grösster Vorsicht zu verwerten. Wir werden im Abschnitt „Diskussion“ auf sie zurückkommen.

In Abbildung 3 sind alle Werte der 1. und 2. Phase auf den verschiedenen Sandtypen für *Sepiolo robusta*, *Sepiolo affinis* (?) und *Sepietta obscura* zusammengestellt. Die Versuche mit *Sepiolo rondeleti*, *Sepiolo ligulata* und *Sepietta neglecta* liessen keine einigermaßen zuverlässige Auswertung zu. Alle zeigten Grabreaktion auf allen 3 Sandtypen, *Sepiolo rondeleti* allerdings auffallend zögernd; *Sepiolo ligulata* gelang es bis zu einer Grösse von 7 mm ML nicht, sich im Hälterungsbecken in B- Sand erfolgreich einzugraben. Die in Abbildung 3 aufgeführten Werte sind die arithmetischen Mittel der beiden Mittelwerte Mh aus 1. und 2. Versuch; *n* gibt also die Anzahl Doppelversuche mit je 1 Individuum. Die angegebene Mantellänge entspricht dem Mittelwert jeder Versuchsgruppe.

Was die mittlere Dauer der 1. Phase anbelangt, so fällt auf, dass sie bei allen 3 Arten auf B- Sand am kürzesten ist, nicht auf dem feineren A- Sand. Auf A- Sand ist bei *Sepiolo robusta* und *Sepietta obscura*, für die Vergleichswerte verschiedener Grössenklassen vorliegen, eine Verkürzung der 1. Phase mit zunehmender Grösse der Tiere festzustellen. Im Gegensatz dazu verlängert sich bei beiden die mittlere Dauer der 2. Phase mit zunehmender Grösse, besonders

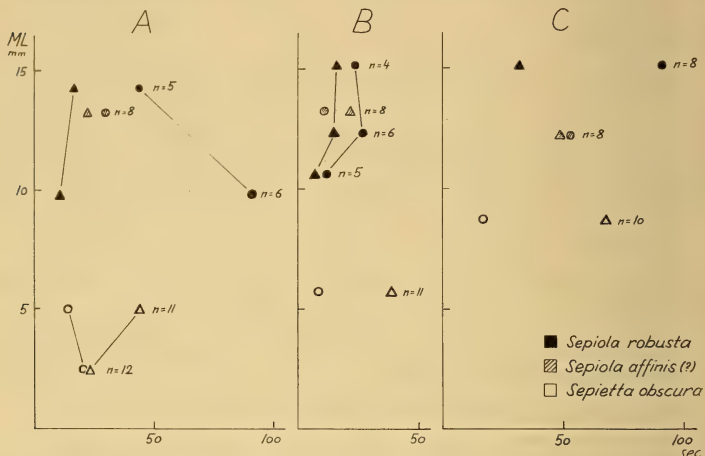


ABB. 3.

Mittlere Zeitdauer der 1. (●) und 2. Phase (▲) des Eingrabens in A-, B- und C- Sand bei *Sepiolo* und *Sepietta*.

deutlich bei *Sepietta obscura*. Bei beiden *Sepietta*- Arten ist die 2. Phase zudem länger als die erste, im Gegensatz zu den *Sepiolo*- Arten, bei denen (mit Ausnahme von *S. affinis* (?) auf B- Sand) die 1. Phase immer länger als die zweite ist. Die Zusammenstellung der Werte von *Sepietta obscura* in Abbildung 4 zeigt, dass bei mit zunehmender Mantellänge wachsender Korngrösse des Sandes die 2. Phase wiederum deutlich länger wird, während die Dauer der 1. Phase nicht zunimmt.

Als erste Annäherung an die Frage, ob die einzelnen Arten zwischen verschiedenen Sanden optisch unterscheiden, haben wir schliesslich zwei Serien von Wahlversuchen mit denselben 3 Arten durchgeführt (von *Sepietta obscura* standen leider nur noch 2 Exemplare zur Verfügung).

Die Versuche wurden in einem 5 l-Becken durchgeführt, dessen Boden je zur Hälfte mit A- und mit C- Sand bedeckt war. In einer ersten Serie wurden die Tiere am Rand des Beckens über der Grenzlinie zwischen A- und C- Sand eingesetzt (a). Abbildung 5 zeigt die Anzahl der Tiere, die sich jeweils auf der einen

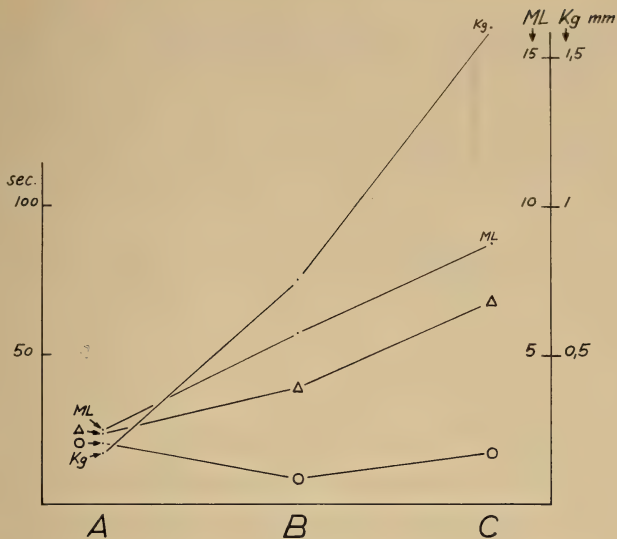


ABB. 4.

Sepietta obscura.

Mittlere Zeitdauer der 1. und 2. Phase des Eingrabens bei zunehmender Grösse der Tiere auf Sand mit zunehmender Korngrösse (Kg).

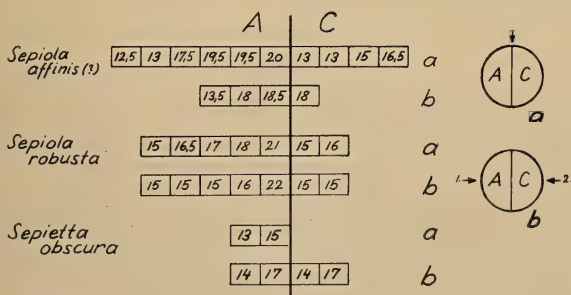


ABB. 5.

Ergebnisse von Wahlversuchen mit A- und C- Sand. Erläuterungen im Text.

oder andern Seite absetzten und eingruben. Die Zahlen bezeichnen die Mantellänge der Tiere; sie lassen erkennen, dass die Minderheit, die den C- Sand wählte, nicht die grössten, sondern mittlere Mantellängen aufwies.

In einer zweiten Serie (b) wurde jedes Tier nacheinander auf der Seite des A- Sandes, dann auf der Seite des C- Sandes eingesetzt. In Abbildung 5 erscheint unter *b* jeweils nur die Anzahl der Tiere, die sich nicht auf der Seite, wo sie eingesetzt wurden, sondern auf der gegenüberliegenden eingruben. Bei *Sepiola affinis* (?) und *S. robusta* ergibt sich daraus eine ähnliche Verteilung wie in der ersten Serie,

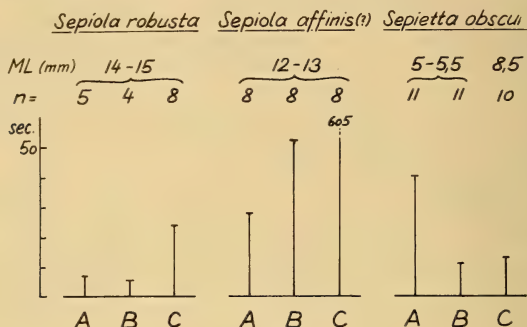


ABB. 6.

Mittlere Zeitdauer zwischen Einsetzen in das Versuchsbecken und Beginn des Eingrabens in A-, B- und C- Sand bei 3 Arten.

während beide *Sepietta obscura* — Exemplare in beiden Fällen die Seite wechselten. Es ist also eine gewisse Tendenz zum feineren Sand, bei keiner der drei Arten aber eine eindeutige Bevorzugung festzustellen.

DISKUSSION

Im Zusammenhang mit der Frage der Sandwahl müssen wir nochmals auf die eingangs erwähnten Reaktionszeiten zurückkommen. Die Schwierigkeit, die im Versuch gemessenen Zeiten zwischen Einsetzen und Beginn des Grabens richtig zu beurteilen, liegt in der Tatsache, dass die Tiere nicht nur individuelle Unterschiede in ihrer Grabreaktion zeigen, sondern dass das gleiche Individuum von Fall zu Fall unterschiedlich reagiert. So graben sich etwa Tiere, die im ersten Versuch keine Reaktion gezeigt haben, im zweiten Versuch sofort ein, und umgekehrt. Betrachten wir jedoch die Mittelwerte aller Reaktionszeiten, so ergeben sich — wie Abbildung 6 zeigt — doch gewisse artspezifische Unterschiede, die sich mit den täglichen Beobachtungen ausserhalb der Versuche decken: es lassen

sich „reaktionsarme“ und „lebhaft“ Arten unterscheiden. Als reaktionsarm erscheint etwa *Sepiola affinis* (?), ganz besonders aber *Sepiola rondeleti*; lebhaft reagiert vor allem *Sepietta obscura*, etwas weniger *Sepiola robusta*. Bei den in Abbildung 6 angegebenen Werten fällt nun auf, dass *Sepietta obscura* auf A- Sand, der für eine Mantellänge von 5—5,5 mm als günstig erscheinen muss, sehr viel langsamer reagiert als etwa *Sepiola affinis* (?), die anderseits auf C- Sand extrem lange Reaktionszeiten erreicht, wo die kleinere *Sepietta obscura* schnell reagiert. Vergleichen wir diese Werte mit den Ergebnissen der Wahlversuche, die keine Bevorzugung des gröberen Sandes erkennen lassen, so stellt sich die Frage, ob nicht zwischen optischen und taktilen Unterscheidungsvermögen, wenn überhaupt ein solches Vermögen vorliegt, hinsichtlich der Sandwahl unterschieden werden muss. Die kleine Individuenzahl und unsere grobe Versuchsanordnung geben darüber selbstverständlich noch keinerlei Aufschlüsse; die Fragestellung an sich mag aber für die Planung späterer Versuche von Nutzen sein.

Was den eigentlichen Grabvorgang betrifft, so verdient jede der beiden Phasen eine gesonderte Betrachtung, wobei aber festzuhalten ist, dass die 1. Phase die Voraussetzung für den erfolgreichen Verlauf der 2. Phase schafft. Die effektivste Grabarbeit wird mit Hilfe des Trichterstrahls geleistet; hat dies nicht zum weitgehenden Einsenken des Körpers unter die Sandoberfläche geführt, so wird auch durch den Einsatz der Dorsolateralarme im allgemeinen keine völlige Sandbedeckung erreicht. Umso erstaunlicher ist die Tatsache, dass es dennoch manchen der kleinsten Tiere schon gelingt, sich auch mit grobem Sand weitgehend zuzudecken (Abb. 1).

Es ist in diesem Zusammenhang wichtig festzustellen, dass sich *Sepia* in völlig der 1. Phase bei Sepiolinen entsprechender Weise eingrät; die Arme werden nicht eingesetzt, dafür kommt den Flossen eine gewisse Wirkung zu, die aber durchaus sekundärer Natur ist. Die lebhaften Flossenbewegungen, mit denen sich das Tier während der Trichterstöße an Ort hält, treiben den vom Trichter aufgewirbelten Sand auf den Rücken des Tieres. Es sei aber nochmals darauf hingewiesen, dass weder der Flossensaum bei *Sepia* „wichtiger vielleicht als für das Schwimmen zum Aufwühlen des Bodens ist“ (JAECKEL, 1958, p. 641) noch dass bei Sepioliden „die Flossen die Funktion des Eingrabens (haben), indem die kräftigen abgestutzten Flossen direkt als Grabscheite benutzt werden“. (JAECKEL, *ibid.*). Ein Blick auf die beim lebenden Tier zarte Beschaffenheit der Flossen lässt eine solche Wirkung bereits ausschliessen.

Die 2. Phase, der Armeinsatz, kommt offenbar nur bei Sepioliden vor. Wie wir gesehen haben, ist sie bei *Sepiola* weniger ausgeprägt als bei *Sepietta*, bei der die mittlere Dauer der 2. Phase länger als die der ersten ist. Die Tatsache ferner, dass die 2. Phase mit zunehmendem Alter verlängert wird, legt die Vermutung nahe, dass vor allem bei *Sepietta*, die zudem einen kräftigeren Armapparat als *Sepiola* hat, dem Armeinsatz über den ursprünglichen Nutzeffekt hinaus ein

Ausdruckswert zukommt. Dafür spricht im weiteren, dass *Sepietta obscura* auf festem Untergrund zuweilen Eingrabbewegungen durchführt, und zwar nicht nur die der 1. Phase, was auch bei *Sepiolo* zu beobachten ist, sondern anschliessend die typischen Armbewegungen der 2. Phase; ferner, dass auch nach vollständiger Bedeckung mit Sand die Dorsolateralarme noch arbeiten, wobei sich dem Beobachter der Eindruck aufdrängt, das Tier „koste“ die weitausholenden Bewegungen aus, die mit zunehmendem Alter immer variationsreicher werden. Sofern wir das Eingraben als reines Tarnverhalten interpretieren, kann dem so ausgeprägten Armeinsatz nur noch eine teilweise Zweckmässigkeit zugesprochen werden. Dem fügt sich die überraschende Beobachtung bei, dass völlig eingegrabene, unsichtbare Tiere als Schreckreaktion Tintenwolken aus dem Sand schiessen und dadurch ihren Standort „verraten“. Dies ist sowohl bei *Sepietta obscura* als auch bei *Sepiolo rondeleti* zu beobachten, wenn man sich etwa plötzlich nah über die Wasseroberfläche beugt.

Schliesslich sei noch auf zwei Besonderheiten hingewiesen, die in direktem Zusammenhang mit dem Leben im Sand stehen. Die dorsale Stellung der Pupille bei eingegrabenen Tieren hat NAEF (1923) bereits ausführlich beschrieben. Als dynamische Anpassung an das Leben in eingegrabenem Zustand muss die spezielle Atemtechnik von Sepioliden wie von *Sepia* gedeutet werden. Anstelle der Mantelkontraktionen und — dilatationen, durch die das Atemwasser in die Mantelhöhle gesaugt und durch den Trichter ausgeblasen wird, tritt bei ihnen im Ruhezustand eine reine Trichteraktivität, die bei völlig bewegungslosem Mantelsack abläuft: zum „Ausatmen“ wird der Trichter zurückgezogen, dabei gleiten die Ränder der Trichtertasche, dem Mantel eng anliegend, zurück, und das Wasser verlässt die Mantelhöhle durch das Trichterrohr; anschliessend wird der Trichter vorgezogen, und die kollabierenden Ränder der Trichtertasche lassen frisches Wasser in die Mantelhöhle einströmen. Diese Trichteraktivität ist bereits in späteren Embryonalstadien zu beobachten.

In diesem Zusammenhang stellt sich die Frage, wie weit der Feinheitsgrad des Sandes für die Atmung der Tiere von Bedeutung ist. Eine Bevorzugung relativ groben Sandes könnte durchaus ihre Erklärung in der Notwendigkeit eines guten Wasseraustausches durch die Sandoberfläche finden.

ZUSAMMENFASSUNG

Das Eingraben in Sand bei Sepioliden folgt einem Verhaltensmuster, das bereits vor dem Schlüpfen festgelegt ist und das sich innerhalb der beobachteten Arten (*Sepiolo robusta*, *S. affinis* (?), *S. rondeleti*, *S. ligulata*, *Sepietta neglecta* und *S. obscura*) nicht grundsätzlich ändert.

In einer 1. Phase wird durch alternierend vor- und rückwärtsgerichteten Trichterstrahl Sand aufgewirbelt, wobei das Tier in die entstehende Mulde

einsinkt und vom zurückfallenden Sand mehr oder weniger vollständig bedeckt wird. In einer 2. Phase wischen die Dorsolateralarme in weit ausholender Bewegung Sand über die noch unbedeckten Kopfpartien. Weder bei Sepioliden noch bei *Sepia* erfüllen die Flossen eine Grabfunktion.

Bei *Sepietta* ist die mittlere Dauer der 2. Phase länger als die der ersten, bei *Sepiola* dagegen kürzer. Besonders bei *Sepietta* scheint der 2. Phase ein bedeutender Ausdruckswert zuzukommen. Die Grabaktivität äussert sich einer offenbar artspezifischen Erregbarkeit entsprechend.

In mehreren Versuchsserien wurden Rückwirkungen des Substrates (Sand verschiedenen Feinheitsgrades) auf das Grabverhalten der Tiere untersucht.

RÉSUMÉ

L'enfouissement dans le sable chez les Sépiolidés est l'expression d'un comportement qui est déjà fixé avant l'éclosion du jeune animal et qui ne varie pas parmi les espèces étudiées (*Sepiola robusta*, *S. affinis* (?), *S. rondeleti*, *S. ligulata*, *Sepietta neglecta* et *S. obscura*).

Dans une première phase, le sable est soulevé en tourbillons par des jets d'eau de l'entonnoir dirigés alternativement vers l'avant et vers l'arrière, et l'animal s'enfonce dans le creux ainsi formé (Abb. 2a-e). Dans une deuxième phase, les deux bras dorsolatéraux s'étendent sur la surface du substrat et ramassent du sable dans une vaste aire autour de la tête pour couvrir celle-ci et la partie nuquale (Fig. 2f-i). Les nageoires n'ont aucune fonction directe d'enfouissement, ni chez les Sepiolidés ni chez *Sepia*.

Chez *Sepietta*, la durée moyenne de la deuxième phase est plus longue que celle de la première; chez *Sepiola*, par contre, elle est plus courte. Chez *Sepietta* en particulier, la deuxième phase semble avoir une expressivité importante. L'activité d'enfouissement va de pair avec une excitabilité apparemment spécifique.

Au cours de plusieurs séries d'expériences, nous avons étudié les réactions vis-à-vis de substrats variés (sables de granulométrie différente).

SUMMARY

The sand burrowing in Sepioids shows a behavioural pattern that is well established at the beginning of the postembryonic life and that shows no basic difference among the investigated species (*Sepiola robusta*, *S. affinis* (?), *S. rondeleti*, *S. ligulata*, *Sepietta obscura*, *S. neglecta*).

In a first phase, the sand is whirled up by jets of water from the funnel that is alternately directed anteriorly and posteriorly while the animal gradually settles down (Fig. 2a-e). In a second phase, the dorsolateral arms are stretched out over the surface of the substratum to gather sand particles in a circular area around

the head in order to cover the animal entirely (fig. 2f-i). The fins have no function in burrowing, neither in Sepioids nor in *Sepia*.

In *Sepietta*, the mean length of time of the second phase is greater than that of the first phase; in *Sepiola*, it is less. In *Sepietta* particularly, the second phase seems to play a certain role of expression. The burrowing activity manifests itself in accordance with an evidently specific excitability.

In several experiments, the reactions to differences in the substratum (sand with varying particle size) were studied.

LITERATUR

- JAECKEL, S. G. A. 1958. *Cephalopoden*, in: Tierwelt der Nord- und Ostsee. IX b 3: 479-723. Leipzig.
- LEVY, F. 1912. *Ueber die Copula von Sepiola atlantica d'Orb.* Zool. Anz. 39: 284-290.
- NAEF, A. 1923. *Die Cephalopoden*, in: Fauna Flora Golf. Neapel, 35. Monogr. (I) 1 Berlin.
- RACOVITZA, E. G. 1894. *Notes de Biologie. III. Moeurs et reproduction de la Rossia. macrosoma (D. Ch.).* Arch. Zool. expér. gén. (3) 2: 491-539.

Nº 32. P. S. Chen und R. Bühler. — Isolierung und Funktion des Sexpeptids bei *Drosophila melanogaster*.¹ (Mit 3 Textabbildungen)

Zoologisch-vergl. anatomisches Institut der Universität Zürich.

In einer früheren Arbeit haben wir ein Peptid in den Paragonien von adulten Männchen von *Drosophila melanogaster* lokalisiert (CHEN und DIEM, 1961). Nach seiner papierchromatographischen Beweglichkeit und Aminosäurezusammensetzung entspricht dieses Peptid sehr wahrscheinlich dem Sexpeptid, welches von Fox (1956a, b) in Extrakten der ganzen Fliegen gefunden wurde. GARCIA-BELLIDO

¹ Ausgeführt und herausgegeben mit Unterstützungen durch den Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung und die Georges und Antoine Claraz-Schenkung.

(1964) zeigte, dass Transplantation von Paragonien in virginelle Weibchen einen starken Anstieg der Fekundität bewirkt. Ein ähnlicher Anstieg der Fekundität wurde beobachtet bei Injektion des Paragonienssekretes. Die Resultate von GARCIA-BELLIDO wurden bestätigt durch LEAHY (1966) und MERLE (1969). Es muss nun gezeigt werden, dass das Sexpeptid wirklich das aktive Prinzip für die Stimulation der Eiablage ist. Um diesen Punkt zu klären, isolierten wir das Peptid aus einer grossen Anzahl Männchen von *Drosophila* mit Hilfe der präparativen Ionenaustausch-Chromatographie. Getestet wurde die reine Substanz, indem wir sie in virginelle Weibchen injizierten.

MATERIAL UND METHODE

Als Untersuchungsmaterial dienten 8-tägige adulte Fliegen des Wildtyps (Sevelen) von *Drosophila melanogaster*. Ca. 0,2 bis 5 gr. Fliegen wurden entweder in 80% Methanol oder 5% Trichloressigsäure homogenisiert. Nach der Zentrifugation wurde die überstehende Lösung durch Ausschütteln mit Chloroform oder Aether und Chloroform gereinigt und bis zur Trockne eingedickt. Die Trockensubstanz wurde in bidestilliertes Wasser oder 0,1 *n* HCl aufgenommen. Die Auftrennung der in den Extrakten enthaltenen ninhydrinpositiven Substanzen geschah mit Hilfe der Ionenaustausch-Chromatographie, gemäss den Angaben von SPACKMAN et al. (1958). Einzelheiten zur Identifikation und quantitativen Bestimmung der verschiedenen Aminosäuren finden sich bei CHEN und HANIMANN (1965). Mittels des „Stream Dividing Systems“ konnte ein Teil des Eluats nach Elution aus der präparativen Harzsäule in einem Fraktionskollektor gesammelt werden. Jede Fraktion wurde auf dem Chromatogramm automatisch markiert, damit man sofort feststellen konnte, in welchem Tubus sich das Sexpeptid befand. Die Fraktionen mit dem Sexpeptid wurden mit Hochspannungselektrophorese bei pH 1,5 (8% HCOOH) und 2100 Volt entsalzt (siehe CHEN et al. 1968).

Für die Injektion wurde das entsalzte Peptid im Eksikkator über Phosphor-pentoxid und NaOH getrocknet und anschliessend in wenig Insekten-Ringer-Lösung (BODENSTEIN, 1946) aufgenommen und das pH auf 6-7 eingestellt. Von dieser Lösung wurde mit Hilfe einer Mikrospritze ca. 0,03 μ l in jedes Weibchen gespritzt. Bei den verschiedenen Serien entsprach die gespritzte Menge Peptid ca. 1/3 oder 1/15 einer Paragoniendrüse. Als Kontrollen dienten gleichaltrige Weibchen, gespritzt nur mit Ringerlösung, virginelle Weibchen ohne Injektion und befruchtete Weibchen. Die Fliegen wurden einzeln in kleinen Glastuben gehalten, die befruchteten Weibchen mit je zwei Männchen zusammen. Das Futter wurde auf einem Blechtellerchen täglich frisch in die Tuben gebracht. Ebenfalls täglich wurden die gelegten Eier jedes Weibchens während einer Zeitdauer von 14 Tagen gezählt.

ERGEBNISSE UND DISKUSSION

Sorgfältige Ueberprüfung des Chromatogramms ergab, dass bei den Männchen ein hoher Peak in der sauren Region zwischen Phosphoserin und Glycero-phosphoäthanolamin erscheint. Dieser wurde nach ca. 100 Minuten (50 ml Eluat) bei pH 3,28 und 50° C aus der Harzsäule eluiert (Peak SP, bezeichnet durch einen

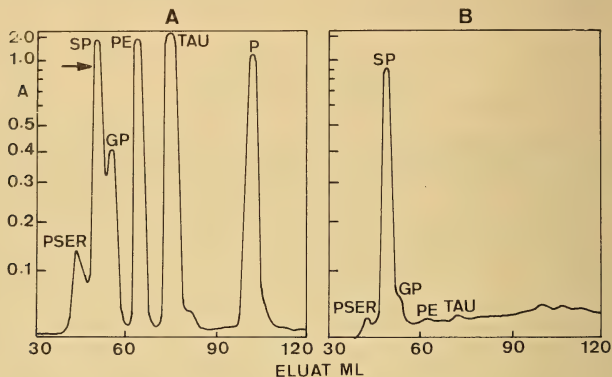


ABB. 1.

A. Chromatogramme der sauren ninhydrinpositiven Komponenten aus 8-tägigen Männchen von *Drosophila melanogaster* (Konzentration 0,15 gr Frischgewicht pro 1,5 ml). B. Chromatogramm eines methanolischen Extraktes von 230 Paragonienpaaren, herausseziert aus 8-tägigen Männchen. Ordinate: Absorption bei 570 mm. Abszisse: Volumen des Eluats in ml. In beiden Diagrammen sind nur die ersten 120 ml Eluat aufgezeichnet. Das Sexpeptid (SP) ist durch einen Pfeil bezeichnet. PSER, Phosphoserin; GP, Glycerophosphoäthanolamin; PE, Phosphoäthanolamin; TAU, Taurin; P, ein weiteres Peptid.

Pfeil in Abb. 1 A). Verschiedene Tatsachen lassen darauf schliessen, dass dieser Peak das Sexpeptid anzeigt. Der Peak befindet sich sehr nahe bei Tyrosin-O-phosphat. Wie aber frühere Untersuchungen zeigten, ist die Konzentration dieses Phosphatesters in Adultstadien sehr gering (CHEN und HANIMANN, 1965, MITCHELL und LUNAN, 1964). Bis jetzt wurden keine registrierbaren Mengen davon in den Fraktionen, die das Sexpeptid enthalten, gefunden. Weiter wurden bis jetzt keine sexuellen Unterschiede im Gehalt von Tyrosin-O-phosphat bei adulten *Drosophila*-Fliegen nachgewiesen. Man kann also Tyrosin-O-phosphat nicht mit dem Sexpeptid verwechseln.

Nachprüfung mit zweidimensionaler Papierchromatographie ergab, dass die entsalzte Probe an dieselbe Stelle wandert wie das Sexpeptid (siehe Fox et al., 1959, CHEN und DIEM, 1961). Einen weiteren Beweis dafür, dass der Peak das Sexpeptid anzeigt, gibt die Auftrennung eines Extraktes, der nur aus Paragoniendrüsen hergestellt wurde. Dazu wurden 230 Paragonienpaare aus adulten Männchen herausseziert und mit Methanol extrahiert. Auf dem Chromatogramm (Abb. 1 B)

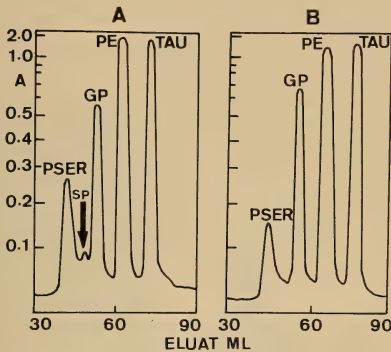


ABB. 2.

Vergleich der Chromatogramme zwischen
befruchteten (A) und virginellen (B) Weibchen
In beiden Diagrammen sind nur die ersten 90 ml
Eluat aufgezeichnet.

Für weitere Erläuterungen siehe Text in Abbildung 1.

kann man nur einen einzigen grossen Peak erkennen. Dieser Peak erscheint an genau derselben Stelle wie das Sexpeptid auf dem Chromatogramm ganzer Männchen. Wie sich aus der Höhe des Peaks berechnen lässt, stimmt die Menge des Sexpeptids, die in den Paragonien allein enthalten ist, ziemlich genau mit derjenigen aus den ganzen Männchen überein. Das beweist, dass das Sexpeptid nur in den Paragonien gebildet wird.

Ein weiterer interessanter Punkt ist das Vorhandensein eines sehr niederen aber scharf abgegrenzten Peaks an derselben Stelle wie das Sexpeptid auf dem Chromatogramm von befruchteten Weibchen (Abb. 2 A). Untersucht man aber virginelle Weibchen, so findet man dort keinen Peak, im Gegensatz zu Proben aus befruchteten Weibchen (Abb. 2 B). Dies deutet darauf hin, dass das Sexpeptid während der Kopulation von den Männchen in die Weibchen übertragen wird.

Um die Wirkung des Sexpeptides auf die Fekundität zu testen, wurde das gereinigte Peptid in ein- bis zweitägige unbefruchtete Weibchen gespritzt. Abbildung 3 zeigt die Ergebnisse dieses Versuches. Man erkennt einen 2- bis 3-fachen Anstieg der Zahl gelegter Eier, verglichen mit der Eizahl virgineller, ungespritzter Weibchen. Der Stimulationseffekt scheint konzentrationsabhängig zu sein. Weiterhin zeigt sich, dass eine einzige Injektion genügt, um die Fekundität

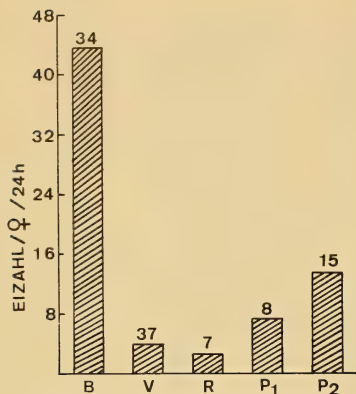


ABB. 3.

Oviposition bei *Drosophila*-Weibchen am 9. Tag nach Injektion des Sexpeptides. B, befruchtete Weibchen; V, virginelle Weibchen ohne Injektion; R, virginelle Weibchen nach Injektion mit Ringerlösung; P₁, virginelle Weibchen nach Injektion einer Menge von Sexpeptid, die ca. 1/15 einer Drüse entspricht; P₂, virginelle Weibchen nach Injektion einer Menge von Sexpeptid, die ca. 1/3 einer Drüse entspricht. Die Zahl oberhalb jeder Säule bedeutet die Anzahl der untersuchten Weibchen.

während der ganzen Legezeit auf einem hohen Niveau zu halten. Die Injektion von reiner Salzlösung zeigt keinen stimulierenden Effekt auf die Fekundität.

Somit haben wir nachgewiesen, dass die Injektion eines einzigen Peptides aus den Paragondiendrüsen denselben Effekt hat wie Injektion von Rohextrakten oder Transplantation ganzer Drüsen. Allerdings war der stimulierende Effekt bei der Injektion des reinen Peptides kleiner als derjenige bei den Transplantationsversuchen. Dies ist aber verständlich, da die sekretorische Tätigkeit der transplantierten Drüsen im Wirt andauert, während hier jede Fliege nur eine einmalige Peptiddosis erhielt. Vorderhand bleibt der Mechanismus der Stimulation noch unklar. Unsere weiteren Untersuchungen über den Turnover, die Synthese sowie die genetische Kontrolle des vorliegenden Peptids sind noch im Gang.

ZUSAMMENFASSUNG

Mit Hilfe der präparativen Ionenaustausch-Chromatographie wurde die Paragoniensubstanz (Sexpeptid) aus adulten Männchen von *Drosophila melano-*

gaster isoliert. Sie erscheint als ein deutlich abgetrennter Peak in der sauren Region, zwischen Phosphoserin und Glycerophosphoäthanolamin. An derselben Stelle erscheint bei befruchteten Weibchen auch ein zwar kleiner, aber gut abgegrenzter Peak, der bei unbefruchteten Weibchen fehlt. Dies deutet darauf hin, dass die Substanz bei der Kopulation vom Männchen auf das Weibchen übertragen wird. Injektion des isolierten und gereinigten Peptids in unbefruchtete Weibchen bewirkte einen 2 bis 3-fachen Anstieg der Eiablage.

SUMMARY

By means of preparative ion-exchange chromatography the paragonial substance (sex peptide) was isolated from male adult flies of *Drosophila melanogaster*. It appears as a prominent peak in the acidic region between phosphoserine and glycerophosphoethanolamine. A low but distinct peak occurs in the position in mated females, but is absent in virgin females, indicating that this substance is introduced into the female by the male fly at mating. Injection of the isolated and purified peptide into virgin females showed a two- to threefold increase of oviposition.

RÉSUMÉ

La substance paragoniale (sex peptide) a été isolée par chromatographie par échange d'ions à partir d'adultes mâles de *Drosophila melanogaster*. Elle apparaît comme un sommet important dans la région acide entre la phosphoserine et la glycerophospho-ethanolamine. Un sommet moins élevé mais bien distinct apparaît dans la même position chez les femelles après copulation, mais manque chez les femelles vierges montrant que cette substance est introduite chez la femelle par le mâle au moment de l'accouplement. L'injection du peptide isolé et purifié chez les femelles vierges provoque une augmentation de la ponte du simple au double ou au triple.

LITERATUR

- BODENSTEIN, D. 1946. *Investigation on the locus of action of DDT in flies (Drosophila)*. Biol. Bull. Woods Hole 90: 148-157.
- CHEN, P. S. und C. DIEM. 1961. *A sex-specific ninhydrin-positive substance found in the paragonia of adult males of Drosophila melanogaster*. J. Insect Physiol. 7: 289-298.
- und F. HANIMANN. 1965. *Ionenaustauschchromatographische Untersuchungen über die freien Aminosäuren und Derivate während der Entwicklung von Drosophila melanogaster*. Z. Naturf. 20b: 307-312.

- CHEN, E. KUBLI und F. HANIMANN. 1968. *Auftrennung der freien ninhydrin-positiven Stoffe in Phormia und Drosophila mittels zwei-dimensionaler Hochspannungselektrophorese*. Rev. suisse Zool. 75: 509-523.
- FOX, A. S. 1956a. *Chromatographic differences between males and females in Drosophila melanogaster and role of X and Y chromosomes*. Physiol. Zool. 29: 288-298.
- 1956b. *Paper chromatographic studies of the effects of the lozenge pseudoalleles on free amino acids and peptides in Drosophila melanogaster*. Z. Vererblehre 87: 354-566.
- C. G. MEAD and I. L. MUNYON. 1959. *Sex peptide of Drosophila melanogaster*. Science, N.Y. 129: 1489-1490.
- GARCIA-BELLIDO, A. 1964. *Das Sekret der Paragonien als Stimulus der Fekundität bei Weibchen von Drosophila melanogaster*. Z. Naturf. 19b: 491-495.
- LEAHY, M. G. 1966. *Egg deposition in D. melanogaster increased by transplant of male paragonia*. Drosophila Information Service 41: 145-146.
- MERLE, J. 1969. *Nature des stimulation apportées par le mâle sur la physiologie des Drosophiles femelles*. Abst. Ist. European Drosophila Res. Conference, The Hague, Netherlands.
- MITCHELL, H. K. und K. D. LUNAN. 1964. *Tyrosine-O-phosphate in Drosophila*. Arch. Biochem. Biophys. 106: 219-222.
- SPACKMAN, D. H., W. H. STEIN and S. MOORE. 1958. *Automatic recording apparatus for use in the chromatography of amino-acids*. Analyt. Chem. 30: 1190-1206.
-

N° 33. **C. Mermod.** — Domaine vital et déplacements chez *Cerastes vipera* (L.) et *Cerastes cerastes* (L.) (Reptilia, Viperidae). ¹ (Avec 3 figures, 4 planches et 1 table)

Institut de Biologie animale, Fibourg.

Le cycle annuel d'activité des Reptiles désertiques est fortement influencé par le climat. Les Vipères, par exemple, ont en hiver une activité réduite ou nulle. Celle-ci est limitée à quelques heures d'exposition au soleil chaque jour chez *Cerastes cerastes*, alors que *Cerastes vipera* reste durant plusieurs mois enfouie dans le sable. Selon H. et M.-C. SAINT-GIRONS (1959), ces serpents deviennent nocturnes et *totalemtent erratiques* durant la saison chaude. Des observations faites pendant l'été 1968 à Béni-Abbès (République algérienne) nous permettent d'affirmer que l'erratisme n'est pas une règle absolue chez ces animaux.

FACTEURS CLIMATIQUES

L'oasis de Béni-Abbès, proche du Grand Erg occidental, se trouve sur le 30° degré de latitude nord. Son climat est désertique de type méditerranéen.

Précipitations. La moyenne annuelle des précipitations est de 32,1 mm à Béni-Abbès (DUBIEF, 1959). Cependant, les variations d'une année à l'autre sont très fortes: il est tombé 131,8 mm d'eau en 1967 (dont 70,1 mm en une seule averse), mais seulement 28 mm en 1968. Deux averses abondantes ont eu lieu vers la fin de l'été 1968: 9,5 mm le 29 août et 8,7 mm le 10 septembre. Cependant, leur importance n'est pas aussi grande que l'on pourrait le croire, car la haute température diurne provoque une évaporation très rapide, avant même que l'eau puisse s'infiltrer dans le sol et être utilisée par les végétaux (DÉLYE, 1968). Aucune trace d'activité des Vipères n'a été relevée pendant ou immédiatement après les averses.

Température. Durant tout l'été, la température sous abri n'est pas descendue en dessous de 20°. Pendant les mois de juillet et août, elle est restée presque constamment au-dessus de 25°. A cette époque de l'année, la température nocturne sous abri est sensiblement égale à celle qui règne à la surface du sol (fig. 1) (DÉLYE, 1968). La température diurne à la surface du sol atteint 60° en été. Cependant, à faible profondeur déjà, elle est beaucoup plus basse, ce qui permet aux Vipères et autres animaux nocturnes de passer la journée enfouis dans le sable ou cachés dans leurs terriers dans les meilleures conditions possibles.

¹ Travail réalisé grâce à une bourse du Fonds national suisse pour la recherche scientifique.

Vent. Par son action mécanique, s'il est suffisamment violent, il peut gêner les déplacements des animaux vivant à la surface du sol (transport de sable). De plus, même si les animaux sont actifs durant les périodes de vent, leurs traces sont rapidement effacées. Cela explique que les relevés des traces de Vipères n'aient pu être faits de façon parfaitement régulière, particulièrement au début du mois de septembre (Vitesse du vent le 7 septembre à 2 heures du matin: 33 m/s !).

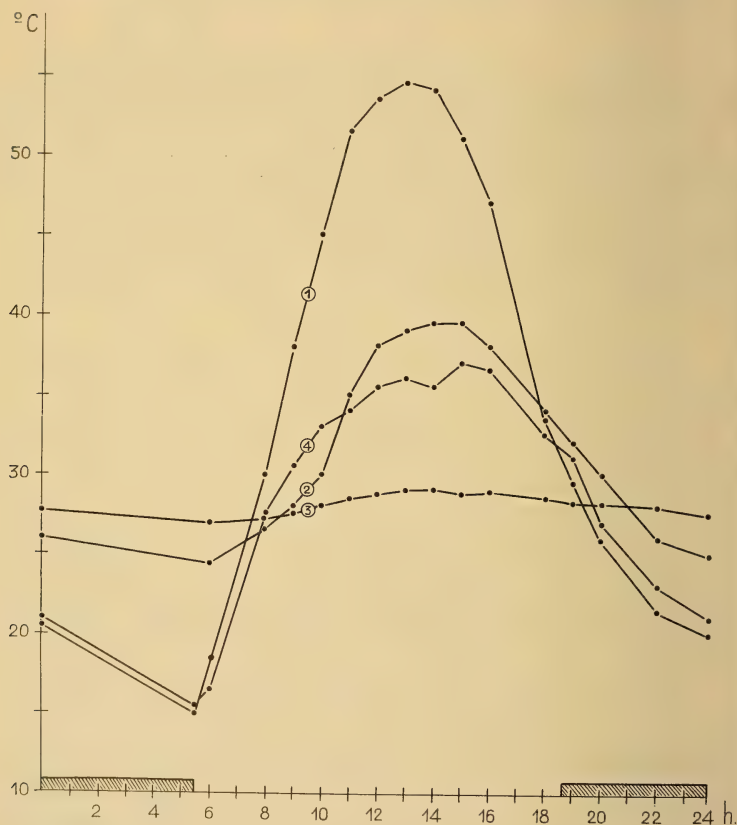


FIG. 1.

Températures relevées dans le Grand Erg occidental le 7 mai 1964.
 1: à la surface du sable. 2: à 3 cm de profondeur. 3: à 20 cm de profondeur.
 4: dans l'air à 1 mètre. (d'après G. DÉLYE, 1968).

RÉSULTAT DES OBSERVATIONS

1. *Cerastes vipera* (Vipère avicenne ou Vipère de l'erg). Sur un reg sablonneux, tout proche des premières dunes du Grand Erg occidental¹, des pièges ont été posés dans le cadre d'un travail sur l'éthologie des Rongeurs (MERMOD, 1970). Dès le début du mois de juillet, une semaine après le commencement des piégeages, des traces de *C. vipera* ont été observées (Pl. I) près des buissons de *Randonia africana* (Resedaceae), ainsi que sur les parties nues du reg. Le 5 juillet, une Vipère a été capturée au voisinage immédiat d'un piège occupé par un Rongeur (*Gerbillus gerbillus*). La Vipère, amenée dès sa capture au laboratoire a été marquée de deux façons:

1. Par une tache de couleur rouge sur la tête, afin de pouvoir repérer l'animal par la suite sans avoir la nécessité de la capturer (Pl. II).

2. Par une entaille pratiquée dans l'une des plaques ventrales médianes. Ce marquage subsiste d'une mue à l'autre, contrairement au précédent. De plus, la légère irrégularité causée par l'entaille est décelable à l'examen des traces laissées par l'animal sur le sable, pourvu que le temps soit parfaitement calme.

La table I groupe les mesures effectuées sur l'individu marqué et celles faites sur les autres Vipères observées. Les chiffres romains I à V portés sur la table nous permettront de distinguer les différents individus observés dans la suite du texte.

TABLE I

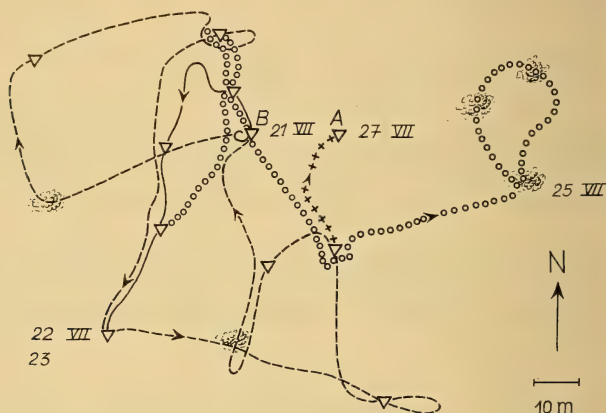
Caractéristiques des Vipères observées.

Espèce	N°	Sexe	Long. tot. (cm)	Long. queue (cm)	Poids (g)	Date des mesures
<i>C. vipera</i>	I	♀	37,7	2,9	45,0	5 VII
»	II	♂	22,5	—	28,5	27 VII
»	III	♀	33,0	—	53,5	13 VIII
»	IV	♂	25,0	—	28,0	4 X
<i>C. cerastes</i>	V	♀	61,5	—	131,0	13 VIII

Relâchée le soir de sa capture, au même endroit, la Vipère I a été observée souvent dans la même zone jusqu'au 2 octobre, soit près de trois mois plus tard.

¹ Les termes géographiques sahariens sont définis de façon très détaillée dans le glossaire de CAPOT-REY, CORNET et BLAUDIN DE THÉ (1963).

Dans l'intervalle, elle a été reprise deux fois: le 6 août, date à laquelle elle venait de muer (la tache de couleur, qui avait disparu lors de la mue, a été renouvelée à cette occasion), et le 19 août. Nous avons fait au total 18 relevés de traces dans la même zone (Pl. III). La figure 2 donne un exemple des déplacements effectués dans la semaine du 21 au 27 juillet par la Vipère I. Les relevés concernant les nuits du 23 au 24 et du 25 au 26 n'ont pas été notés, le vent ayant effacé les traces, s'il y en avait. Nous n'avons jamais observé de Vipère en activité lors des nuits venteuses. La surface couverte par la Vipère durant cette semaine est de 7800 m². La surface totale couverte par les déplacements de cet individu en 3 mois est inférieure à 2 hectares.



▽ Buissons avec pièges à Rongeurs

● Buissons sans pièges à Rongeurs

——— Nuit du 21-22 VII

----- " " 22-23 "

oooooo " " 24-25 "

++++++ " " 26-27 "

FIG. 2.

Déplacements d'une Vipère (*Cerastes vipera*) du 21 au 27 juillet 1968.

A: Même individu vu le 19 juillet à 19 h. 40.

B: » » » » 20 juillet à 22 h. 30.

Les Vipères II, III et IV ont été capturées dans les dunes de l'erg, respectivement le 27 juillet, le 13 août et le 4 octobre. Ces trois captures ont été faites le matin, après une nuit calme, et les déplacements de la nuit ont chaque fois pu être suivis de bout en bout. Les trajets des mâles II et IV sont approximativement rectilignes, la distance parcourue atteint 350 mètres dans les deux cas. La femelle III a accompli un périple la ramenant dans le buisson d'où elle était partie, parcourant environ 450 mètres (fig. 3).



FIG. 3. Déplacements d'une Vipère (*Cerastes vipera*) dans l'erg, nuit du 12 au 13 août 1968.

Dans tous les cas, les Vipères tendent à passer d'un buisson à l'autre. Au voisinage de ceux-ci, les traces indiquent presque toujours une plus grande activité de l'individu. Nous avons observé, comme d'autres auteurs avant nous, que la Vipère avicenne chasse fréquemment « à l'affût », cachée en grande partie dans le sable, près d'une touffe de végétation. Ses proies sont principalement des Rongeurs du genre *Gerbillus*.

2. *Cerastes cerastes* (Vipère à cornes, Pl. IV). Dans une daya¹ nous avons relevé les traces d'un individu, ne s'éloignant pas à plus de trente mètres d'un gros buisson de *Ziziphus lotus* (Rhamnaceae), et cela pendant plus d'un mois, depuis la fin du mois de juin au 26 juillet, date de la capture de cette Vipère. Les déplacements de cet individu sont donc particulièrement faibles, si l'on songe que la daya, dont le diamètre est de plus de 300 mètres, offre de nombreux autres abris, et qu'à l'époque de ces observations la population des Rongeurs était partout assez dense.

Cette femelle a été capturée dans un terrier de *Meriones libycus*. Des traces de lutte entre l'un de ces Rongeurs et la Vipère avaient été relevées le matin de la capture, autour du buisson. Cette lutte s'est terminée à l'avantage du Reptile, comme nous le confirma l'examen de ce dernier (Voir Pl. IV !).

DISCUSSION

La Vipère I (*Cerastes vipera*, femelle) a montré pendant trois mois d'été un comportement sédentaire, restant fidèle à une région de surface relativement faible (inférieure à 2 hectares), alors que nous n'avons pas pu observer ce comportement chez trois autres individus, deux mâles et une femelle de la même espèce. Il faut noter que l'individu I vivait dans des conditions notablement différentes de celles rencontrées par les Vipères II, III et IV :

I	II — IV
Habitat: Reg (Plateau sablonneux) Végétation: Buissons épais, relativement proches les uns des autres Nourriture: Population de Rongeurs dense (sup. à 10 par ha)	Erg (Dunes de sable) Végétation clairsemée, limitée aux creux séparant les dunes Population de Rongeurs très faible (très inférieure à 10 par ha, peuplement « dispersé » (PETTER, 1961))

La Vipère I avait ainsi plus de buissons, donc plus d'abris à sa disposition par unité de surface. La densité de ses proies habituelles était plus forte que dans

¹ Daya: Tache de végétation située sur un plateau caillouteux ou hamada.

l'erg. Ces constatations permettent de comprendre l'attirance durable que cette région a exercée sur l'individu I. Cette attirance a été certainement renforcée par la présence de Rongeurs longuement immobilisés dans les pièges. En effet, nous avons capturé une fois et vu deux autres fois cette Vipère lovée dans le sable à proximité immédiate d'une trappe occupée par une Gerbille.

Les individus II, III et IV n'ont pas été retrouvés dans le secteur de leur première capture, bien que nous les ayons relâchés le soir même à l'endroit où nous les avons pris le matin. Les déplacements effectués dans la nuit précédant la capture sont tout de même beaucoup plus courts que les distances citées par SAINT-GIRONS (1959), qui selon lui atteignent et dépassent le kilomètre.

Contrairement à la Vipère I, dont le milieu type est l'erg, la Vipère V, *Cerastes cerastes*, observée dans la daya, se trouvait dans son milieu naturel. Là aussi, grâce aux pluies de l'année précédente, la végétation était abondante et la population des Rongeurs importante dès le début de l'été. Des pièges destinés aux Rongeurs ont été posés dans cette région également. Les conditions de l'environnement sont donc comparables à celles du reg où vivait la première des Vipères observées, et nous comprenons que, là aussi, nous ayons observé un comportement de type sédentaire.

L'erratisme de ces Vipères ne serait donc pas un comportement primaire mais dépendrait de la densité des proies dans une région donnée.

Toutefois, ces Vipéridés ne restent certainement pas fidèles à un domaine vital pendant plusieurs années, à l'exemple des Vipères européennes (SAINT-GIRONS, 1952). En effet, le climat et particulièrement les précipitations qui sont très irrégulières d'une année à l'autre entraînent une forte variation de l'abondance de la végétation, et subséquemment de la densité des Rongeurs. Un comportement sédentaire comme celui que nous avons observé chez deux individus durant l'été 1968 ne peut donc se rencontrer que lorsque les conditions les plus favorables sont réunies.

RÉSUMÉ

Les déplacements de deux espèces de Vipéridés sahariens, *Cerastes vipera* et *Cerastes cerastes*, ont été observés durant l'été 1968. Deux individus ont montré un comportement typiquement sédentaire pendant une partie au moins de la période d'observation.

Une explication de ce comportement — relation avec la densité locale des populations de Rongeurs — est avancée.

ZUSAMMENFASSUNG

Während des Sommers 1968 hat man die Versetzung mehrerer nordafrikanischen Ottern beobachtet. Zwei Einzelwesen haben ein typisch sesshaftes Verhalten gezeigt während der ganzen oder partiellen Beobachtungsperiode.

Eine Erklärung für dieses Verhalten — Beziehung zur örtlichen Dichte der Nagetiere — ist vorgerückt.

SUMMARY

Displacement activities of two species of Saharian Viperidae, *Cerastes vipera* and *Cerastes cerastes*, were observed during summer 1968. Two individuals have shown a typically sedentary behaviour during at least part of the observation period. An explanation of this behaviour in relation with the local density of Rodent populations is presented.

BIBLIOGRAPHIE

- CAPOT-REY, R., A. CORNET et B. BLAUDIN DE THE. 1963. *Glossaire des principaux termes géographiques et hydrogéologiques sahariens*. Inst. recherches sahariennes, Alger.
- DÉLYE, G. 1968. *Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des Fourmis du Sahara*. Thèse, Université d'Aix-Marseille.
- DUBIEF, J. 1959. *Le climat du Sahara* (Tome I). Inst. recherches sahariennes, Alger. Mémoire hors-série.
- MERMOD, C. 1970. *Le retour au gîte chez six Gerbillidés sahariens*. Mammalia 34: 1-17.
- PETTER, F. 1961. *Répartition géographique et écologie des Rongeurs désertiques de la région paléarctique*. Mammalia 25, no spécial.
- SAINT-GIRONS, H. 1952. *Ecologie et éthologie des Vipères de France*. Ann. Sc. nat. Zool. 11^e série, XIV: 263-343.
- et M.-C. SAINT-GIRONS. 1959. *Espace vital, domaine et territoire chez les Vertébrés terrestres (Reptiles et Mammifères)*. Mammalia 23: 448-476.

N° 34. **André Meylan.** — Caryotypes et distribution de quelques *Pitymys* européens (Mammalia, Rodentia). (Note préliminaire).¹ (Avec 7 figures dans le texte)

Station fédérale de Recherches agronomiques, 1260 Nyon.

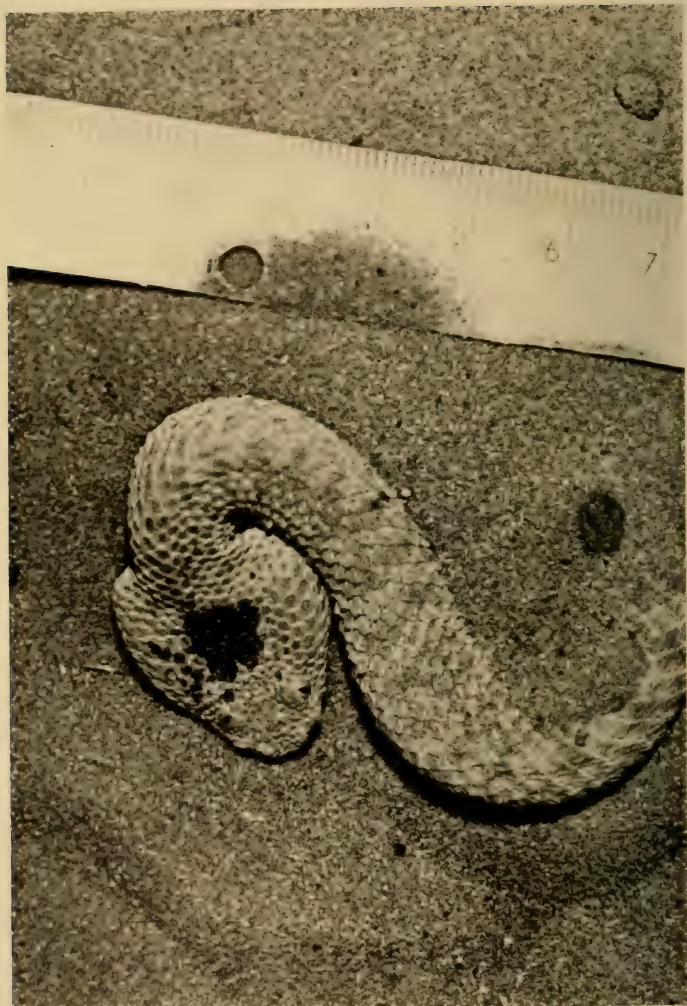
INTRODUCTION

La systématique des campagnols du genre *Pitymys* McMurtie est encore extrêmement confuse. En 1912, MILLER distingue 19 espèces en Europe occidentale. ELLERMAN et MORRISON-SCOTT (1951) procèdent à un regroupement et

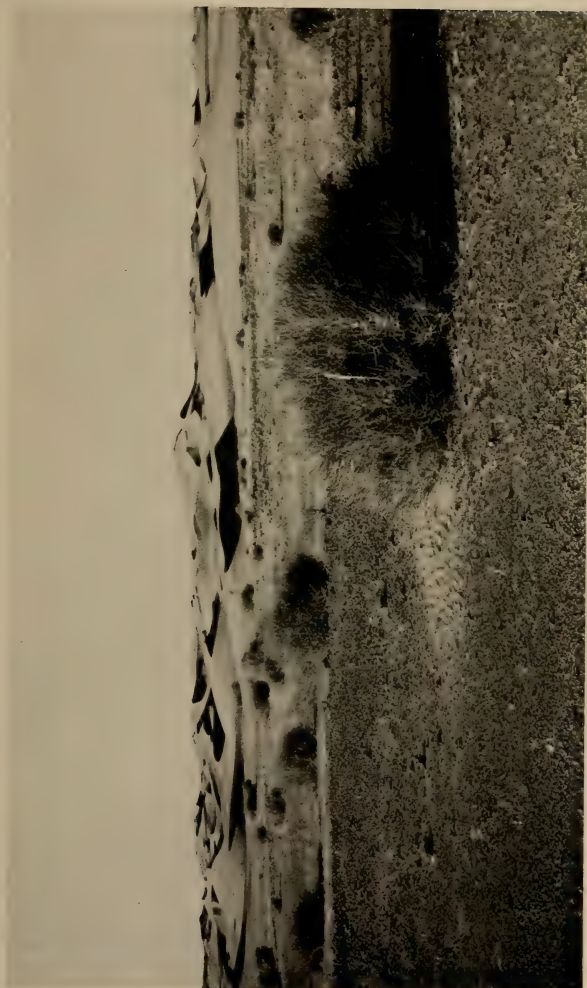
¹ Travail bénéficiant du subside n° 5263/3 du Fonds national suisse de la recherche scientifique.



Traces de *Cerastes vipera* sur le sable.



Cerastes vipera marquée (Tache visible en sombre, sur la tête).



Le reg. lieu des observations de la première des *Cerastes vipera*.
A l'arrière-plan: Premières dunes de l'erg.



Cerastes cerastes. Photographie prise après l'ingestion d'un *Meriones* par la Vipère.

ne reconnaissent plus que trois espèces: *P. duodecimcostatus* (de Sélys-Longchamps), *P. savii* (de Sélys-Longchamps) et *P. subterraneus* (de Sélys-Longchamps). Les premières études cytotaxonomiques de ce groupe effectuées par MATTHEY (1953, 1954, 1955) apportent alors quelque lumière. Cet auteur décrit les formules chromosomiques de *P. duodecimcostatus* caractérisé par un nombre diploïde (2N) de 62 et de *P. subterraneus* doté de 54 éléments. Il montre en outre que *P. multiplex* (Fatio), y compris la forme décrite de Zermatt *P. m. fatioi* Mottaz, représente une espèce distincte de *P. subterraneus*, son nombre de chromosomes étant de 48. Notons au sujet de cette espèce que DOTRENS (1961), croyant reconnaître dans les *Pitymys* de la partie occidentale des Alpes suisses une seule espèce et se fondant sur l'erreur de détermination de de Sélys-Longchamps relative aux campagnols capturés au col du Saint-Gothard, met en synonymie *P. multiplex* et *P. incertus* (de Sélys-Longchamps), ce dernier terme devenant prioritaire. Enfin, parmi toutes les nouvelles espèces ou sous-espèces décrites depuis le début du siècle, seule *P. tatricus* Kratochvil a fait l'objet d'une analyse chromosomique par MATTHEY (1964) et représente bien une bonne espèce, caractérisée par 32 chromosomes.

A la suite de ces travaux, KRATOCHVIL (1964) reconnaît alors six espèces en Europe occidentale, soit les cinq mentionnées ci-dessus, plus *P. nebrodensis* (Mina-Palumbo).

Ces premiers travaux de synthèse, qui montrent la difficulté à séparer les espèces, n'ont pas empêché certains mammalogistes de se livrer à des fantaisies de nomenclature et à pousser parfois la détermination jusqu'à la sous-espèce. Ainsi par exemple, MALEC et STORCH (1968) étudiant les petits mammifères du Trentin (Italie) ne craignent pas de décrire côte à côte *P. incertus* et *P. multiplex*, et VON LEHMANN (1965) appelle *P. subterraneus druenticus* Miller les sujets capturés dans le val Bregaglia (Grisons, Suisse).

Etudiant certains aspects de la distribution des petits mammifères terrestres de Suisse, j'ai éprouvé de grandes difficultés dans la détermination des *Pitymys* sur la base de caractères morphologiques. Mon collègue et ami, F. Spitz, maître de recherches au Laboratoire des Petits Vertébrés de l'INRA à Jouy-en-Josas (France), ayant rencontré les mêmes problèmes dans ses études faunistiques (voir SPITZ et SAINT-GIRONS, 1969), il m'a semblé intéressant de reprendre l'étude cytotaxonomique de ce genre. Cette note préliminaire fait état des premières observations, limitées à l'analyse de métaphases diploïdes. Ce travail sera complété par un examen plus approfondi du matériel cytologique et par une étude morphologique des spécimens analysés.

J'exprime ma plus vive reconnaissance à toutes les personnes qui m'ont aidé au cours de ce travail, en particulier en m'adressant des animaux vivants ou parfois des préparations microscopiques. Je remercie également M. J. Hausser de sa collaboration et M. P. Grandchamp de son aide technique pour les photographies.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Cette étude porte sur 67 *Pitymys* capturés dans 21 localités différentes ou provenant d'élevages. Les premiers spécimens ont été examinés dès 1964, mais c'est principalement à partir de 1969 que le matériel a été réuni. Un certain nombre d'individus n'ont pas été fixés et analysés, mais conservés vivants en captivité en vue de constituer un élevage des différentes formes chromosomiques et de permettre diverses hybridations. Cette seconde phase des recherches est en cours et seules quelques premières données sont exposées dans cette note. Les nombres et les origines précises des *Pitymys* étudiés ont été reportés en tête des chapitres décrivant les différents caryotypes.

Tous les campagnols fixés et étudiés sont conservés soit sous forme de peau et crâne, soit en alcool. Au terme de ce travail, ils seront déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Les préparations microscopiques ont été effectuées selon la technique que j'ai décrite en 1967, la seule modification apportée consistant en une prolongation jusqu'à trois heures du choc colchicinique. Les cinèses diploïdes ont été observées principalement dans des préparations de rate, mais parfois dans celles d'ovaire ou de testicule. Chaque individu a été caractérisé par plusieurs métaphases parfaitement claires permettant non seulement un dénombrement précis des éléments, mais encore de définir la morphologie de tous les chromosomes. Cependant, pour quelques individus, seul le nombre diploïde a pu être établi, la position du centromère de certains éléments restant imprécise. Les nombres de ces animaux figurent alors entre parenthèses dans les listes de matériel.

Les caryogrammes figurant dans ce travail ont été préparés à partir de photographies dont le grossissement final est de $2500\times$. Pour établir ces sériations, les longueurs relatives des chromosomes ont été relevées préalablement sur des projections ($5000\times$) de ces photographies.

CARYOTYPES

***Pitymys duodecimcostatus* (de Selys-Longchamps)**

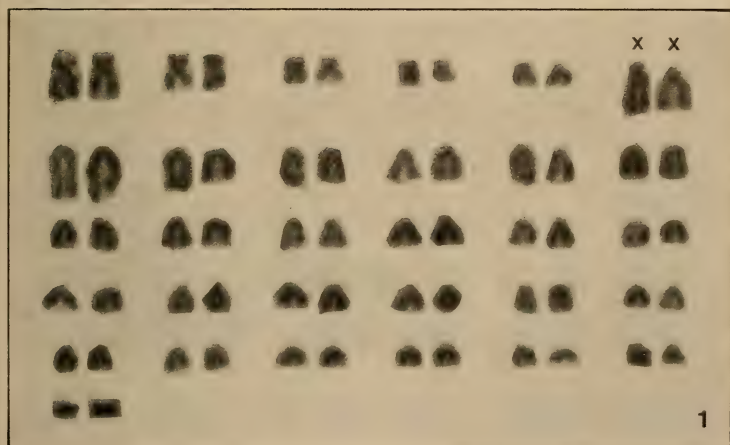
Matériel: France: (2 ♂♂) Saint-Victor de Malcap, Gard; (2 ♂♂ et 2 ♀♀) élevage du Laboratoire des Petits Vertébrés de l'INRA constitué à partir de sujets du Gard et des Bouches-du-Rhône.

Observations: Les six sujets analysés possèdent 62 chromosomes, ce qui confirme les premières données de MATTHEY (1955). Cet auteur signale déjà la difficulté de caractériser des éléments particuliers et note la présence de quelques subméta- ou métacentriques dont il ne tient cependant pas compte dans le caryogramme schématique de son travail de 1964. Bien qu'ayant utilisé une technique

permettant une meilleure définition de la morphologie des éléments, je n'ai jamais obtenu de métaphase montrant clairement la position du centromère de tous les chromosomes. Cinq paires autosomiques au moins sont formées d'éléments ayant un centromère intercalaire et la formule chromosomique de *P. duodecim-costatus* semble très voisine de celle de l'espèce ci-dessous. Seule l'analyse d'autres individus permettra d'en donner un caryotype précis.

Pitymys mariaae Forsyth Major

Matériel : France: 1 ♂ Saint-Pée sur Nivelles, Basses-Pyrénées et 1 ♀ Saint-Jean-Pied-de-Port, Basses-Pyrénées.



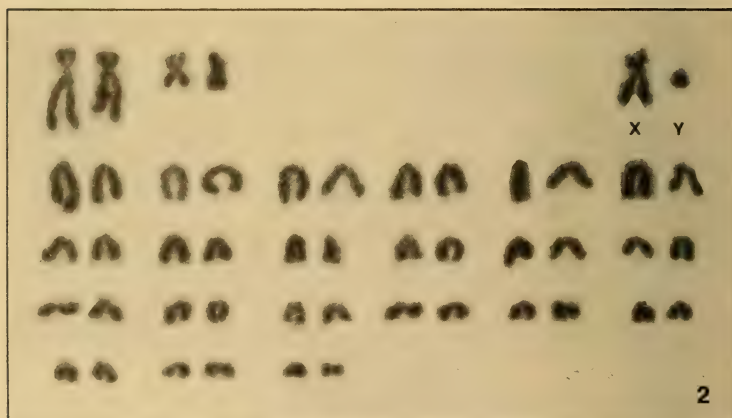
Caryogramme de *Pitymys mariaae* ♀
(Saint-Jean-Pied-de-Port, Basses-Pyrénées, France).

Observations : Cette espèce ibérique, signalée dans le sud-ouest de la France pour la première fois par HEIM DE BALSAC et DE BEAUFORT (1967), est également caractérisée par 62 chromosomes. Le grand nombre et la petite taille des éléments rendent également difficile l'établissement d'un caryotype précis. Cependant, la comparaison de nombreuses métaphases a permis de dresser le caryogramme illustré par la figure 1. Les chromosomes sexuels X ont été choisis parmi les plus grands éléments acrocentriques qui sont toujours au nombre de 4 dans les métaphases observées chez la ♀ et de 3, chez le ♂. Cinq couples autosomiques, placés en tête de la sériation, sont formés d'éléments présentant toujours deux bras

nettement distincts. Tous les autres autosomes sont acrocentriques et, exception faite de la première paire, forment une série d'éléments dont les longueurs décroissent progressivement. Ils ont été appariés d'une manière arbitraire. Certains de ces éléments possèdent un centromère subterminal et présentent parfois un petit bras court punctiforme. Lorsque ce phénomène se manifeste dans les plus petits éléments, il devient impossible d'en définir la morphologie. En se fondant sur le caryogramme présenté, le nombre fondamental (NF) est égal à 72.

***Pitymys multiplex* (Fatio)**

Matériel : Suisse: 3 ♂♂ Brusata, Tessin; 1 ♂ et 2 ♀♀, Zermatt, Valais. France, Savoie: 1 ♂ et 2 ♀♀, Aussois. France, Hautes-Alpes: 1 ♂ et (1 ♀) col du Lautaret; 1 ♂ Briançon; 2 ♂♂ Les Alberts; 1 ♂ et 1 ♀ Montgenèvres; 1 ♂ et 3 ♀♀ Les Vigneaux ou Montgenèvres (lot d'animaux mélangés provenant des deux localités) et 1 ♂ né en élevage d'un croisement de sujets des Hautes-Alpes.



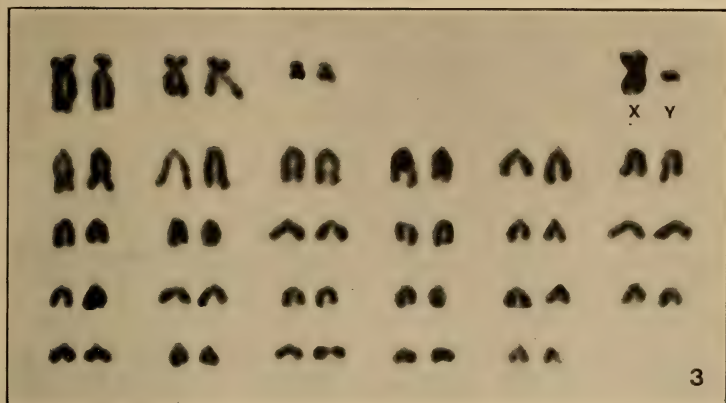
Caryogramme de *Pitymys multiplex* ♂ (Briançon, Hautes-Alpes, France).

Observations : Les 21 sujets examinés ont tous un nombre diploïde égal à 48 et une même formule chromosomique facilement identifiable. Le caryogramme de la figure 2 permet de confirmer les données de MATTHEY (1955), tout en précisant la morphologie des éléments ayant un centromère médian ou sub-médian. Chez cette espèce, la plus grande paire autosomique est caractéristique, formée d'éléments nettement plus grands que tous les autres et ayant un rapport bras court/bras long d'environ 1/4. Un couple encore est composé d'éléments quasi

métacentriques de taille moyenne. Tous les autres autosomes sont acrocentriques et ont été appariés conformément à leurs longueurs. Le chromosome sexuel X, submétacentrique, se distingue aisément des autosomes par sa taille et sa morphologie et l'Y semble être le plus petit élément. Le NF est de 54.

Pitymys savii (de Sélys-Longchamps)

Matériel : Suisse: 1 ♂ Brusata, Tessin et 1 ♀ Mezzana, Coldrerio, Tessin. Italie: (2 ♂♂) Montefoscoli, Toscane.



Caryogramme de *Pitymys savii* ♂ (Brusata, Tessin, Suisse).

Observations : Cette espèce est caractérisée par un nombre diploïde de 54. La morphologie des chromosomes est présentée dans le caryogramme de la figure 3. Six autosomes possèdent un centromère intercalaire. Quatre sont fortement submétacentriques et peuvent être appariés sans difficulté vu leur différence de taille. Les deux autres sont de petits éléments presque métacentriques. Tous les autosomes restants sont acrocentriques et forment une série continue d'éléments de taille régulièrement décroissante. L'X est faiblement submétacentrique et l'Y a été choisi parmi les plus petits éléments. Le NF est égal à 62.

Pitymys subterraneus (de Sélys-Longchamps)

a) formule $2N = 52$

Matériel : France: 1 ♂ Paimpont, Ille-et-Vilaine. Suisse: 3 ♂♂ Saint-Cergue, Vaud; 9 ♂♂ et 2 ♀♀ col de Bretolet/Champéry, Valais; 6 ♂♂ Mayens de Sion/Vex,

Valais; 1 ♀ née en élevage d'un croisement de sujets du col de Bretolet et des Mayens de Sion; 1 ♀ Blatten, Lötschental, Valais et 1 ♂ et 3 ♀♀ col du Saint-Gothard, Tessin.

Observations : Chez 25 spécimens analysés, la formule chromosomique ne correspond pas à celle décrite par MATTHEY (1954) qui note 54 chromosomes acrocentriques à l'exception de la plus grande paire d'autosomes submétacentriques et de l'X métacentrique. Cependant, l'examen de ce caryotype nouveau caractérisé par 52 chromosomes (fig. 4) permet de se rendre compte qu'il s'en rapproche beaucoup. Si l'on admet que la paire de très petits autosomes quasi métacentriques placée en troisième position dans le caryogramme n'a pu être mise en évidence par la technique utilisée autrefois par MATTHEY, le second couple de submétacentriques peut résulter de la fusion centrique de deux paires d'éléments acrocentriques.

b) formule $2N = 54$

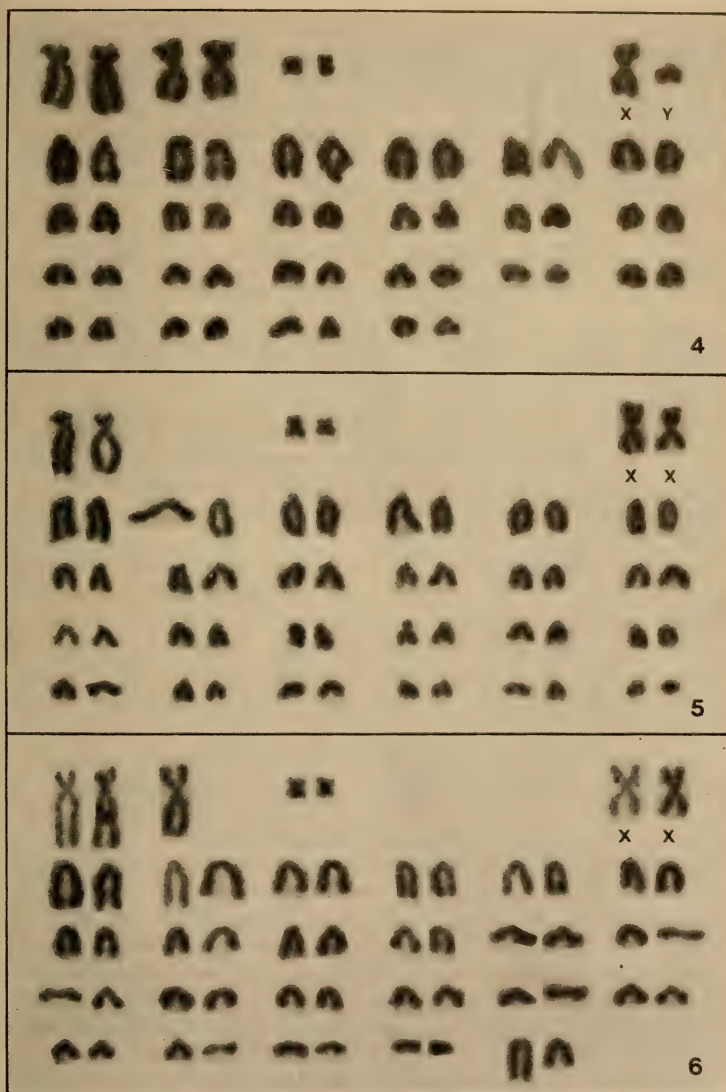
Matériel : France: 1 ♀ Jouy-en-Josas, Yvelines. Belgique: 1 ♂ (1 ♂ et 1 ♀) Bovesse, Namur. Pologne: (1 ♂) et 1 ♀ élevage de l'Institut de recherches sur les Mammifères de Białowieża, Białystok, constitué à partir de sujets des environs. Suisse: 1 ♀ Ayer, Valais.

Observations : Sept individus examinés possèdent alors un caryotype conforme aux données de MATTHEY (1954) avec 54 chromosomes (fig. 5). La plus grande paire autosomique est formée de submétacentriques. Un second groupe les deux petits éléments quasi métacentriques qui avaient échappé aux observations de MATTHEY. Tous les autres autosomes sont ici acrocentriques. Les chromosomes sexuels X sont presque métacentriques et correspondent à la description de MATTHEY.

c) formule $2N = 53$

Matériel : 2 ♀♀ nées en captivité de croisements de sujets des Mayens de Sion/Vex, Valais, Suisse et de Bovesse, Namur, Belgique.

Observations : N'ayant pas capturé dans la nature d'individu doté d'une formule intermédiaire avec 53 chromosomes, mais conscient de la relation existant entre les deux caryotypes décrits ci-dessus, j'ai croisé en élevage des sujets provenant de populations caractérisées respectivement par $2N = 52$ et $2N = 54$. Des nombreux descendants obtenus, seuls deux ont été fixés et analysés jusqu'à ce jour. Ils possèdent 53 chromosomes. La figure 6 donne le caryogramme de



Caryogrammes de *Pitymys subterraneus*. Fig. 4. ♂ 2N = 52 (col de Bretolet/Champéry, Valais, Suisse). Fig. 5. ♀ 2N = 54 (Ayer, Valais, Suisse). Fig. 6. ♀ 2N = 53 (hybride d'un croisement ♀ 2N = 52 des Mayens de Sion/Vex, Valais, Suisse × ♂ 2N = 54 de Bovesse, Namur, Belgique).

ces hybrides avec un autosome submétacentrique impair. Les éléments acrocentriques de ce trivalent ont été choisis arbitrairement et placés en fin de sériation.

P. subterraneus est donc une espèce présentant un polymorphisme chromosomique de type robertsonien. Le processus de fusion/fission porte sur deux couples d'autosomes acrocentriques ou un couple de submétacentriques suivant le sens que l'on attribue à ce mécanisme. Le nombre diploïde de cette espèce varie ainsi de 52 à 54, le NF restant constant et égal à 60.

DISTRIBUTION ET CONCLUSION

Les localités d'où proviennent les *Pitymys* étudiés dans ce travail ont été reportées sur la carte de la figure 7, chaque espèce étant représentée par une signature particulière. Il ne m'a pas été possible d'y faire figurer les données de MATTHEY, à l'exception de celle relative à *P. tatricus*, cet auteur n'ayant jamais précisé l'origine de son matériel.

Les *P. duodecimcostatus* et *P. mariae* examinés dans ce travail ont été capturés dans les limites actuellement connues de leur aire de répartition (SPITZ et SAINT-GIRONS, 1969). Possédant le même nombre diploïde de 62 et un caryotype très voisin — peut-être même identique — ils peuvent être rapprochés et considérés comme faisant partie d'un même groupe.

La formule chromosomique de *P. multiplex* n'avait été établie par MATTHEY que pour des sujets du Tessin et de Zermatt. Le matériel étudié dans ce travail confirme l'existence de cette espèce dans ces deux régions et signale sa présence dans les Alpes françaises. Il faut remarquer ici que dans les Alpes suisses, cette espèce n'a été trouvée jusqu'ici qu'à Zermatt et que les *Pitymys* analysés d'autres localités se rattachent tous à *P. subterraneus*. Notre échantillonnage ne nous permet malheureusement pas de dire si ces deux espèces sont sympatriques dans le massif alpin. Or, les sujets du col du Saint-Gotthard ont été capturés au même point que ceux étudiés par DOTTRENS (1961), soit sur le versant sud, peu en-dessous du col et il serait étonnant que nos piégeages et ceux de cet auteur aient fourni des espèces différentes. Nous pouvons en conclure que *P. incertus* (de Sélys Longchamps, 1841) ne doit pas être considéré comme un synonyme de *P. multiplex* (Fatio, 1905) comme l'a suggéré DOTTRENS, mais bien comme un synonyme de *P. subterraneus* (de Sélys Longchamps, 1836). Enfin, si la présence de *P. subterraneus* et de *P. multiplex* venait à être mise en évidence au col du Saint-Gotthard, le terme *P. incertus* devrait alors être abandonné vu l'imprécision des descriptions de de Sélys-Longchamps et l'absence de type (voir DOTTRENS, 1961). Des recherches cytotaxonomiques plus étendues et portant sur l'ensemble du massif alpin sont donc nécessaires pour comprendre la distribution de ces espèces.

Enfin, si *P. multiplex* est caractérisé par un nombre diploïde de 48 et une formule chromosomique particulière, il n'en reste pas moins que cette espèce

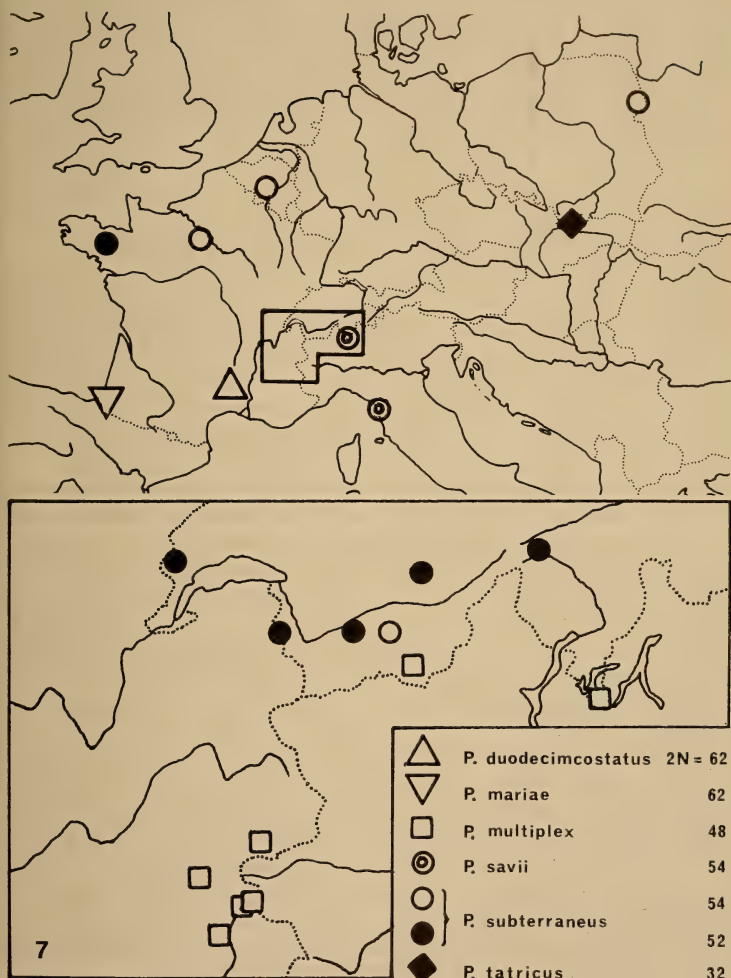


FIG. 7.

Carte de répartition des *Pitymys* étudiés.

ne se distingue morphologiquement que très difficilement de *P. subterraneus*. Cette ressemblance des animaux m'a conduit à essayer de croiser en captivité des *P. multiplex* des Hautes-Alpes (2N=48) avec des *P. subterraneus* du Valais (2N=52). Récemment, j'ai obtenu un premier hybride ♂. Sans connaître encore le caryotype et le degré de fertilité de cet individu, ce premier résultat montre la proche parenté des deux espèces.

Le caryotype de *P. savii* n'a été établi que pour un petit nombre d'individus de deux localités voisines du sud du Tessin et des environs de Pise. Il faut remarquer ici que dans la partie méridionale du Tessin, *P. savii* et *P. multiplex* sont sympatriques et ont été capturés parfois au même poste de piégeage.

Si l'on compare les caryogrammes de *P. savii* et de *P. subterraneus* 2 N = 54 (figures 3 et 5), on s'aperçoit qu'ils ne diffèrent que très faiblement. *P. savii* possède une seconde paire d'autosomes submétacentriques de plus et une paire d'acrocentriques de moins que *P. subterraneus*, les autres éléments du caryotype ayant apparemment la même morphologie. Cette différence pourrait donc ne résulter que d'une inversion péracentrique. Afin de mettre en évidence si ces caryotypes ne sont bien reliés que par cette seule modification et pour connaître le degré de parenté des deux espèces, je tente actuellement des croisements en élevage.

L'espèce la plus septentrionale et occupant la plus vaste aire de distribution en Europe occidentale est sans aucun doute *P. subterraneus*. Si les limites nord de sa répartition sont relativement bien connues, il n'en est pas de même au sud. Les quelques données nouvelles de ce travail montrent sa présence dans le Jura et les Alpes helvétiques. Il est probable qu'elle existe encore plus au sud, ce qui explique les difficultés de détermination rencontrées par exemple par VON LEHMANN (1965) et MALEC et STORCH (1968). L'ouvrage de TOSCHI (1965) sur la faune des mammifères d'Italie ne peut nous apporter malheureusement aucune information sur la situation dans ce pays, cet auteur n'ayant pas distingué *P. subterraneus* et *P. multiplex*.

Le fait nouveau dans l'étude chromosomique de *P. subterraneus* est l'existence d'un polymorphisme robertsonien intraspécifique. L'échantillonnage est encore trop faible pour permettre d'expliquer la portée de cette variation. Il faut pourtant remarquer que jusqu'à maintenant seules des formes à 52 et 54 chromosomes ont été trouvées dans la nature. Mais il ne fait aucun doute que des sujets dotés de 53 éléments doivent exister. Les hasards de nos captures et la fréquence relative des différents types peuvent suffire à expliquer ces premiers résultats. Notons enfin que pour m'assurer de l'identité des autosomes submétacentriques néoformés du caryotype à 52 chromosomes dans les diverses populations, j'ai croisé avec succès des sujets de deux localités des Alpes valaisannes et je tente actuellement d'hybrider des individus de Bretagne et du Valais.

Si les caractères morphologiques généralement utilisés ne permettent pas toujours de séparer les diverses espèces de campagnols du genre *Pitymys*, il

semble que l'étude des formules chromosomiques puisse apporter un complément utile. Les premières analyses et comparaisons de caryotypes, doublées d'essais d'hybridations, montrent que la spéciation de ce genre est en cours. Il faudra certes encore de nombreuses recherches avant que la position précise de toutes les espèces ou sous-espèces décrites d'Europe occidentale soit établie. Dans cette attente, il convient d'observer la plus grande prudence dans la classification des *Pitymys*.

RÉSUMÉ

Complétant les premières données de MATTHEY (1953, 1954, 1955, 1964), l'auteur a étudié les formules chromosomiques de 67 campagnols du genre *Pitymys* appartenant à 5 espèces. Les nombres diploïdes (2N) et les nombres fondamentaux (NF) des individus analysés sont: *P. duodecimcostatus* 62/?, *P. mariae* 62/72 (fig. 1), *P. multiplex* 48/54 (fig. 2), *P. savii* 54/62 (fig. 3), *P. subterraneus* 52, 53, 54/60 (fig. 4, 6 et 5). Cette dernière espèce présente un polymorphisme chromosomique de type robertsonien. La parenté des caryotypes de ces différentes espèces est évoquée.

Une carte (fig. 7) indique l'origine des *Pitymys* étudiés. L'analyse chromosomique des sujets du col du Saint-Gotthard, Suisse, montre que, contrairement aux conclusions de DOTTRENS (1961), *P. incertus* (de Sélys-Longchamps, 1841) ne doit pas être considéré comme un synonyme de *P. multiplex* (Fatio, 1905), mais comme celui de *P. subterraneus* (de Sélys-Longchamps, 1836).

Une étude plus complète des chromosomes des *Pitymys* européens est en cours.

ZUSAMMENFASSUNG

Um die ersten Daten von MATTHEY (1953, 1954, 1955, 1964) zu ergänzen, untersuchte der Verfasser die Chromosomensätze von 5 Arten der Gattung *Pitymys*, an insgesamt 67 Tieren. Die diploïden Zahlen (2N) und die Grundzahlen (NF) der untersuchten Individuen sind: *P. duodecimcostatus* 62/?, *P. mariae* 62/72 (Fig. 1), *P. multiplex* 48/54 (Fig. 2), *P. savii* 54/62 (Fig. 3), *P. subterraneus* 52, 53, 54/60 (Fig. 4, 6 und 5). Die letztgenannte Art zeigt ein Robertsonisches Chromosomenpolymorphismus. Das Verwandtschaftsverhältnis der Karyotypen dieser verschiedenen Species wird besprochen.

Die Herkunft der untersuchten *Pitymys* wird kartographisch angegeben (Fig. 7). Die Analyse der vom St.-Gotthard-Pass, Schweiz, stammenden Individuen zeigt, dass, entgegen den Schlussfolgerungen von DOTTRENS (1961), *P. incertus* (de Sélys-Longchamps, 1841) nicht als Synonym mit *P. multiplex* (Fatio, 1905), sondern mit *P. subterraneus* (de Sélys-Longchamps, 1836) anzusehen ist.

Ein vollständigeres Studium der Chromosomen der europäischen *Pitymys*-Arten ist im Gange.

SUMMARY

Completing the first data of MATTHEY (1953, 1954, 1955, 1964), the author has been studying the chromosomes complements of 67 voles of the genus *Pitymys* belonging to 5 species. The diploid numbers (2N) and the fundamental numbers (NF) of the analysed *Pitymys* are: *P. duodecimcostatus* 62/?, *P. mariae* 62/72 (fig. 1), *P. multiplex* 48/54 (fig. 2), *P. savii* 54/62 (fig. 3), *P. subterraneus* 52, 53, 54/60 (fig. 4, 6 and 5). This last species shows a Robertsonian chromosomal polymorphism. The relationship between the karyotypes of these different species is suggested.

A map (fig. 7) indicates the origin of the studied *Pitymys*. The chromosomal analysis of the specimens from the St.-Gotthard pass, Switzerland, shows that, in opposition to the conclusions of DOTTRENS (1961), *P. incertus* (de Sélys-Longchamps, 1841) must not be regarded as a synonym of *P. multiplex* (Fatio, 1905), but as the one of *P. subterraneus* (de Sélys-Longchamps, 1836).

A more complete study on the chromosomes of European *Pitymys* is in progress.

BIBLIOGRAPHIE

- DOTTRENS, E. 1961. *Arvicola incertus* de Sélys-Longchamps était un *Pitymys*. Arch. Sciences, Genève 14: 353-364.
- ELLERMAN, J. R. and T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1951. *Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946*. British Museum, London.
- HEIM DE BALSAC, H. et F. DE BEAUFORT. 1967. *La spéciation des Pitymys gallo-ibériques. Une nouvelle espèce pour la faune de France*. Mammalia 31: 367-380.
- KRATOCHVIL, J. 1964. *Die systematische Stellung von Pitymys tatricus* Kratochvil, 1952. Z. Säugetierk. 29: 230-235.
- VON LEHMANN, E. 1965. *Eine zoologische Exkursion ins Bergell*. Jahresbericht der Naturforschenden Gesellschaft Graubündens 91: 1-10.
- MALEC, F. und G. STORCH. 1968. *Insektenfresser und Nagetiere aus dem Trentino, Italien (Mammalia: Insectivora und Rodentia)*. Senckenbergiana biol. 49: 89-98.
- MATTHEY, R. 1953. *Les chromosomes des Muridae. Révision critique et matériaux nouveaux pour servir à l'histoire de l'évolution chromosomique chez ces rongeurs*. Rev. suisse Zool. 60: 225-283.
- 1954. *Nouvelles recherches sur les chromosomes des Muridae*. Caryologia 6: 1-44.
- 1955. *Nouveaux documents sur les chromosomes des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae*. Rev. suisse Zool. 62: 163-206.
- 1964. *La formule chromosomique et la position systématique de Pitymys tatricus* Kratochvil (Rodentia-Microtinae). Z. Säugetierk. 29: 235-242.
- MEYLAN, A. 1967. *Formules chromosomiques et polymorphisme robertsonien chez Blarina brevicauda (Say) (Mammalia: Insectivora)*. Can. J. Genet. Cytol. 45: 1119-1127.

- MILLER, G. S. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia)*. British Museum, London.
- SPITZ, F. et M.-C. SAINT-GIRONS. 1969. *Etude de la répartition en France de quelques Soricidae et Microtinae par l'analyse des pelotes de réjection de Tyto alba. Terre et Vie* 116: 246- 268.
- TOSCHI, A. 1965. *Fauna d'Italia. Vol. VII. Mammalia*. Edizioni Calderini, Bologna.

N^o 35. **H. Nydegger** und **H. Stadler**. — Effekte von Phenylthiocarbamid (PTC) auf die Entwicklung von Mäusen.
(Mit 3 Abbildungen und 4 Tabellen).

Zoologisches Institut der Universität Bern, Abt. f. Entwicklungsphysiologie. Leitung Prof. P. A. TSCHUMI.

1. EINLEITUNG

Die Fähigkeit, den bitteren Geschmack einer Lösung von Phenylthiocarbamid (PTC) wahrzunehmen, wird häufig als Test in der Humangenetik angewendet (z.B. STERN, 1968).

Da Versuchspersonen, unter anderem auch gravide Frauen, manchmal unabsichtlich von dieser Lösung trinken, stellt sich die Frage, ob PTC teratogen wirkt, insbesondere auf fötale Extremitäten, welche auf teratogene Stoffe besonders empfindlich sind. Da PTC dem Thioharnstoff chemisch verwandt ist ($\text{H}_2\text{N-CS-NH}_2$, $\text{H}_2\text{N-CS-NH-C}_6\text{H}_5$), liegt es auch nahe zu untersuchen, ob PTC ähnlich wie Thioharnstoff, der als Thyreostatikum bekannt ist (Uebersicht bei GEER et al., 1964), wirkt.

Neugeborene Säugetiere sind auf Thyroxinmangel sehr empfindlich, insbesondere das Gehirn (MYANT, 1966, LEVINE, 1966). Neure Untersuchungen haben gezeigt, dass bei neugeborenen Säugern die Proteinsynthese im Gehirn durch Thyroxin stark stimuliert wird (BALAZS, 1968, FORD, 1968) und andererseits Thyroxinmangel die Proteinsynthese in diesem Organ hemmt (NIEVEL et al., 1968, GEEL et al., 1967, BALAZS et al., 1968, TALANTI et al., 1968). Dieses empfindliche Organ ist daher zur Untersuchung thyreostatischer Effekte besonders geeignet.

Im Zusammenhang mit der Untersuchung des thyreostatischen Effektes von PTC wurde die Schilddrüse histologisch untersucht.

2. MATERIAL UND METHODEN

Als Versuchstiere dienten 5 Pärchen 2 Monate alter Mäuse (Stamm JCR albino, Tierzucht-Institut der Universität Zürich).

2.1 Vorversuche zur Bestimmung der verabreichten PTC-Menge:

Während 11 Tagen wurden je 5 weibliche und männliche Mäuse getrennt in 2 Käfigen gehalten und mit Brunnenwasser versorgt. Als Futter erhielten sie das normale Standardfutter ad libitum. 2 Paare wurden mit Brunnenwasser versorgt und dienten als Kontrolle. Je ein weiteres Paar erhielt PTC in Konzentrationen von 4 mg, 0.4 mg und 0.2 mg PTC pro Liter Brunnenwasser. Diese Konzentrationen hatten keinen Einfluss auf Wurfgrösse, Gewicht und Aussehen der neugeborenen Mäuse. Es wurde schliesslich für den Hauptversuch eine PTC-Konzentration gewählt, welche der in der Humangenetik häufig verwendeten Testlösung von 40 mg/l entsprach. Die Trinkmengen sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Im Vergleich zu Brunnenwasser zeigte sich, dass die tägliche Trinkmenge von PTC-haltigem Wasser (40 mg/l) etwa 30% geringer war: Wasser: pro Tier und pro Tag durchschnittlich 9.5 ml, Wasser + PTC: pro Tier und pro Tag durchschnittlich 6.1 ml. Pro Tag ergibt das etwa 6 mg PTC pro kg Körpergewicht, die aufgenommen werden. Bei noch höheren PTC-Konzentrationen (1 g/l) wurde noch viel weniger getrunken (Tab. 1). Trotzdem ergibt das eine tägliche PTC-Aufnahme von etwa 25 mg pro kg Körpergewicht.

Während der ganzen Gravidität wurden die Mäuse mit 40 mg PTC/l versorgt. Die Lösung wurde alle 2 Tage frisch angesetzt.

2.2 An Neugeborenen ausgeführte Untersuchungen

Die eintägigen Mäuse wurden nach dem Schema, wie es in Abbildung 1 dargestellt ist, weiterverarbeitet.

2.3 Knorpelfärbung:

Ein Teil der Jungtiere wurde zur Darstellung des Knorpels nach der Methode von ZBÄREN (1969) behandelt. Um klare Präparate zu erhalten, wurde den Tieren die Haut abgezogen und die Eingeweide entfernt. Die Behandlung der Objekte ging nach folgendem Zeitplan:

30 Min. in 1n-HCl.

1—24 h färben mit Astrablau (0.1 g Astrablau FM (Chroma 10110) in 100 ml A. dest. unter Umrühren lösen und 10 ml 25%ige HCl zugeben) 30 Min. in 1n-HCl.

1 h in fliessendem Wasser auswaschen.

A: Einzeltiere(nach Geschlecht getrennt):			
5 Weibchen, pro Tier:	5.8	5 Männchen, pro Tier:	9.1
	4.5		8.5
(mittleres Gewicht:28g)	6.6	(mittleres Gewicht:45g)	9.0
	4.6		8.2
Mittelwert:	5.4	Mittelwert:	8.0
	6.2		8.2
5,5 \pm 0.45	5.6	8,5 \pm 0.43	8.6
B: Pärchen:			
1.Pärchen, pro Tier:	8.1	Wurfgrösse:	9 Junge
	5.0		
Mittelwert:	6.4	Durchschnittsgewicht:	
	6.0		
6.4 \pm 1.12	6.2	1.8g	
	6.5		
2.Pärchen, pro Tier:	7.0	Wurfgrösse:	7 Junge
	7.5		
Mittelwert:	7.7	Durchschnittsgewicht:	
	6.5		
8.2 \pm 0.95	7.5	1.7g	
	12.0		
	9.1		
3.Pärchen, pro Tier:	4.3	Wurfgrösse:	7 Junge
	7.5		
Mittelwert:	8.5	Durchschnittsgewicht:	
	8.5		
7.2 \pm 1.24	7.1	1.8g	
	5.9		
	8.5		
C: Trinkmenge von PTC-haltigem Wasser(40mg/l)			
1.Pärchen, Mittelwert pro Tier:	5.9 \pm 0.7		
Wurf:	8 Junge, Durchschnittsgewicht:	1.6g	
2.Pärchen, Mittelwert pro Tier:	6.0 \pm 1.3		
Wurf:	5 Junge, Durchschnittsgewicht:	1.8g	
3.Pärchen, Mittelwert pro Tier:	6.2 \pm 0.9		
Wurf:	5 Junge, Durchschnittsgewicht:	1.9g	
4.Pärchen, Mittelwert pro Tier:	6.2 \pm 1.4		
Wurf:	7 Junge, Durchschnittsgewicht:	1.8g	
D: Trinkmenge von Wasser mit 1gPTC/l:			
	0.8	1.3	0.7
Kontrollen(Wasser):	12.5	14.5	7.3
			9.1

TAB. 1.

Trinkmengen (in ml/24 h) von Wasser (A und B) und PTC-haltigem Wasser (C und D) bei adulten Mäusen und Wurfgrösse.

3–12 h differenzieren in einem Gemisch von 60 ml Isopropylalkohol (70%) + 40 ml Benzylalkohol.

24 h entwässern mit (60 ml Methylglykol + 40 ml Wintergrünöl).

2 mal 24 h aufhellen in Wintergrünöl und Aufbewahren in Wintergrünöl.

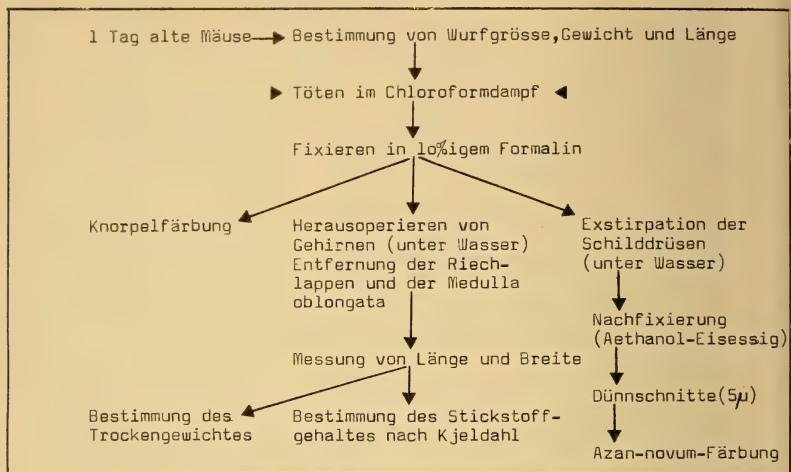


ABB. 1.

Untersuchungsschema der PTC-behandelten und unbehandelten Mäuse.

2.4 Grösse, Trockengewicht und Stickstoffgehalt des Gehirns

An eintägigen Mäusen wurde das Gehirn sorgfältig herauspräpariert und dicht hinter dem Cerebellum von der medulla oblongata getrennt. Ferner wurden die Riechlappen entfernt. Mit einem Wild-M-11-Stereomikroskop wurde die maximale Breite und Länge gemessen.

Um das Trockengewicht der Gehirne zu eruieren wurden diese bei etwa 130° C während 8 h getrocknet.

Der Gesamtstickstoffgehalt der Gehirne wurde mit der Mikrokjeldahl-methode bestimmt.

Das Prinzip der Kjeldahl-Methode ist folgendes: Organische Substanz wird durch Erhitzen in konzentrierter Schwefelsäure zerstört und der vorhandene Stickstoff in Ammoniak umgewandelt, das sich mit der überschüssigen Schwefelsäure zu Ammoniumsulfat verbindet. Durch Zusatz von Natronlauge wird das Ammoniak freigesetzt und in eine bestimmte Menge Säure destilliert. Diese Säurevorlage wird dann mit 0.01 n HCl zum Umschlagspunkt eines zugegebenen Indikators zurücktitriert. Einem ml ver-

brauchter Säure entspricht 1.4 mg N. Folgende Reagentien wurden verwendet: Acidum sulfuricum fumans mit 5% P_2O_5 (Merck), Katalysator (32 g K_2SO_4 + 5 g $HgSO_4$ + 1 g Selen), 30%ige Natronlauge, 2%ige Borsäure als Säurevorlage, 0.01 n HCl zum Titrieren und Methylrot-Methylenblau-Indikator (0.1%, 1:1). Gewebeproben wurden in Aufschlusskolben verascht (ca. 4h) und anschliessend in Erlenmeyerkolben mit 10 ml 2%iger Borsäure + 0.2 ml Indikator destilliert. Diese Säurevorlage wurde dann mit 0.01 n HCl zum Indikatorumschlagspunkt zurücktitriert. Als Standard wurde NH_4SO_4 (1mg/ml) verwendet.

2.5 Untersuchung der Schilddrüse

Schliesslich wurden die Schilddrüsen aus eintägigen, formolfixierten Mäusen extirpiert, in Alkohol-Eisessig nachfixiert (1 h), in 70% igem Alkohol gewaschen und dehydriert. Die Drüsen wurden in Paraplast (Gurr) eingebettet, in 5 μ dicke Schnitte zerlegt und nach Entparaffinierung mit Azan-novum nach Gerdies gefärbt.

3. ERGEBNISSE

Die Wurfgrösse sowie die Gesamtlänge und das Gewicht der Neugeborenen von PTC-behandelten und unbehandelten Mäusen zeigten keine signifikanten Unterschiede:

Kontrollen: Wurf: 7—9 Junge	PTC-Tiere: Wurf: 5—8 Junge
Länge: 29.4—31.4 mm	Länge: 28.5—31.7 mm
Gewicht: 1.7—1.9 g	Gewicht: 1.6—1.9 g

Zur Untersuchung des Schädels, des Rumpfskelettes und der Extremitäten wurden Astrablau-gefärbte Knorpelpräparate verwendet. Es konnten keine Anomalien am Skelett und namentlich an den Extremitäten festgestellt werden. PTC-behandelte Tiere hatten ein normales Skelett (vgl. Abb. 2).

Untersuchungen am Gehirn eintägiger Mäuse, deren Mütter während der ganzen Schwangerschaft PTC (40 mg/l) erhielten:

Die im Stereomikroskop vorgenommenen Messungen ergaben, dass sowohl die Breite (breiteste Stelle des Telencephalons) als auch die Länge (vorderes Ende des Telencephalons bis und mit Cerebellum) bei PTC-Tieren gegenüber den Kontrollen deutlich reduziert waren (Tab. 2).

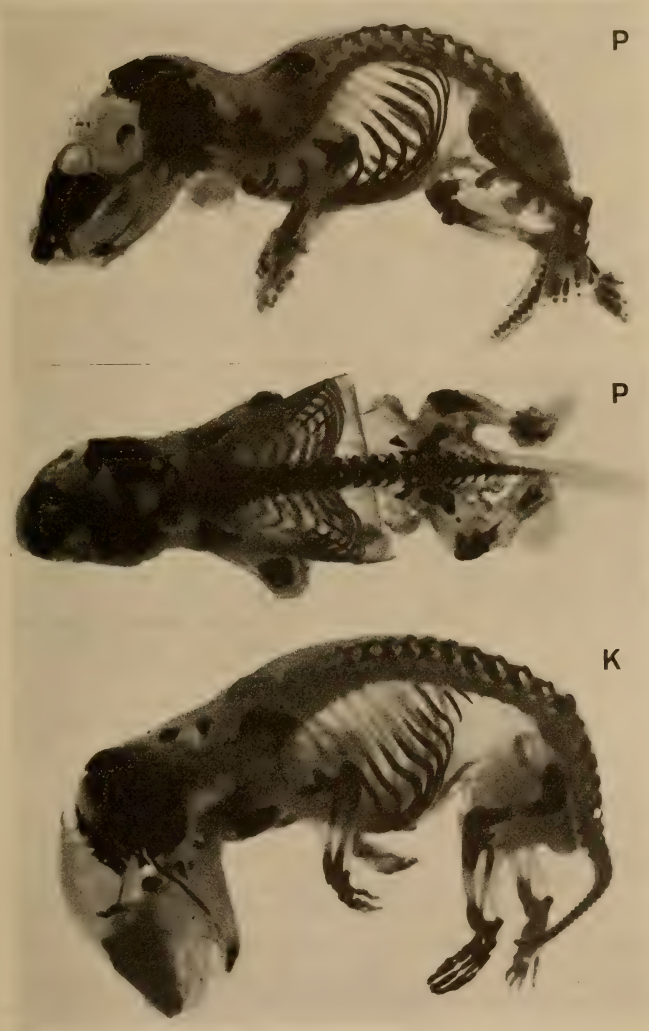
Tabelle 2: Längen- und Breitenmessung an Gehirnen eintägiger Mäuse mit und ohne PTC-Behandlung.

	PTC(40mg/l)	Kontrollen	Differenz
1.Versuch: mittlere Länge:	8.18 mm	8.80 mm	7.1%
(je 5 Tiere) mittlere Breite:	6.26 mm	7.21 mm	13.2%
2.Versuch: mittlere Länge:	6.21 mm	8.38 mm	25.9%
(je 10 Tiere) mittlere Breite:	5.28 mm	7.46 mm	29.2%



ABB. 2.

Extremitäten und Skelett von eintägigen Mäusen nach Behandlung der Muttertiere mit PTC (40 mg/l). K = Kontrollen P = PTC-Behandlung



Die Bestimmung des *Trockengewichts* der Gehirne zeigte, dass der Grössenunterschied von Gehirnen PTC-behandelter und unbehandelter Mäuse nicht auf verschiedenem Wassergehalt beruht, sondern durch die unterschiedliche Gewebemasse verursacht wird. (Tab. 3).

Tabelle 3. Trockengewicht von Gehirnen eintägiger Mäuse mit und ohne PTC-Behandlung. (Angaben in mg \pm S.D.) (Durchschnittswerte)				
	PTC (40mg/l)	Kontrollen	Differenz	Signifikanz
1. Versuch: (je 5 Tiere)	6.8 \pm 1.0	9.4 \pm 1.9	27.8%	p < 0.05
2. Versuch: (je 10 Tiere)	8.6 \pm 1.6	14.0 \pm 2.9	38.7%	p < 0.001

Es lag nahe anzunehmen, dass der Substanzverlust im Gehirn nach PTC-Behandlung sich an den Proteinen manifestieren könnte, weil einerseits diese Stoffklasse neben den Lipiden den Hauptanteil der organischen Hirnsubstanz ausmacht und andererseits die Proteinsynthese besonders anfällig gegen äussere chemische Einflüsse ist. Die Messung des *Gesamtstickstoffs* mit der Mikrokjeldahlmethode ergab bei PTC-behandelten Mäusen eine signifikante Erniedrigung gegenüber den Kontrolltieren (Tab. 4). Da der grösste Teil des Stickstoffs in Proteinen vorkommt, lässt sich aus dieser Untersuchung schliessen, dass eine PTC-Behandlung eine Verminderung des Proteingehaltes im Gehirn bewirkt.

Tabelle 4. Gesamtstickstoffgehalt von Gehirnen eintägiger Mäuse mit und ohne PTC-Behandlung.				
	PTC (40mg/l)		Kontrollen	
1. Versuch: 10%iges Homogenat	78.0 μ g N	62.5%	139 μ g N	100%
(je 5 Tiere) 5%iges Homogenat	56.5 μ g N	72.5%	87 μ g N	100%
2. Versuch:				
(je 10 Tiere) pro Gehirn:				
(Mittelwert aus 5 Gehirnen)	644 μ g N	73.0%	882 μ g N	100%
(Mittelwert aus 5 Gehirnen)	653 μ g N	71.6%	912 μ g N	100%

Untersuchungen an Schilddrüsen: Die Ergebnisse am Gehirn legten es nahe, Untersuchungen auch auf die Schilddrüse auszudehnen, da Störungen im Wachstum des Gehirns bei neugeborenen Säugern eng mit der Schilddrüsenfunktion gekoppelt sein können. Nach Azan-Färbung von Dünnschnitten der Schilddrüse zeigte sich bei PTC-behandelten Mäusen eine Blaufärbung des

Schilddrüsenkolloids, während bei Kontrolltieren dieses Kolloid nicht angefärbt wurde (Abb. 3). Die Grösse der Follikel und die Höhe des Follikel epithels waren bei PTC-behandelten Tieren und Kontrollen gleich.

4. DISKUSSION

Wie aus den Ergebnissen über die Trinkmenge hervorgeht, scheinen adulte Tiere „Schmecker“ für Phenylthiocarbamid zu sein, da sie mit steigender PTC-Konzentration weniger trinken.

Obschon während der ganzen Dauer der Gravidität den Muttertieren PTC verabreicht wurde und somit auch die hochempfindlichen Phasen der Extremitätenbildung unter PTC-Einfluss standen, bewirkte PTC keine Missbildungen des Skeletts und im besonderen der Extremitäten an den Föten.

Der Effekt von PTC auf das Gehirn ist vermutlich derselbe wie bei Schilddrüsenstörungen oder nach Verabreichung von Thyreostatika. Die empfindlichste Phase der Gehirndifferenzierung erstreckt sich bei Säugern von einigen Tagen vor der Geburt bis einige Wochen nach der Geburt. Der PTC-Effekt müsste also während dieser Zeit erstmals manifest werden. Tatsächlich ist bei neugeborenen Ratten der ^{14}C -Leucin-Einbau in das Gehirn bei Hypothyreose gegenüber Kontrollen erniedrigt (GEEL, VALCANA, TIMIRAS, 1967). Dieses Ergebnis zeigt also einerseits die Empfindlichkeit des Gehirns von Neugeborenen und andererseits die Erniedrigung der Proteinsynthese unter hypothyreotischen Bedingungen. Die enge Verwandtschaft von PTC mit dem in der Wirkung lange bekannten Thioharnstoff legt die Annahme nahe, dass PTC via Blockierung der Schilddrüsenfunktion die Proteinsynthese im Gehirn hemmt.

Phenylthiocarbamid wurde als Thyreostatikum noch nicht beschrieben (vgl. GEER et al., 1964). Die Untersuchung des Schilddrüsenkolloids zeigte bezüglich der Färbbarkeit einen Unterschied zwischen Behandelten und Kontrollen. Könnte dies bedeuten, dass nach PTC-Behandlung, also wenn das Kolloid färbbar wird, Thyroxin nicht mehr aus den Follikeln freigesetzt werden kann? Es ist bekannt, dass Thyroxin im Kolloid der Schilddrüse gespeichert wird.

Bei den Kontrolltieren, deren Kolloid nicht färbbar ist, liesse sich dann postulieren, dass praktisch alles Thyroxin an der Peripherie ist und daher keine Speicherung im Kolloid erfolgt. Bei PTC-behandelten Jungtieren dagegen wäre die Situation umgekehrt: ein bedeutender Anteil des Thyroxins läge als Speicherform im Kolloid vor, während die Peripherie, und damit auch das Gehirn, sich in einem Zustand des Thyroxinmangels befände.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wurde untersucht, ob Phenylthiocarbamid (PTC) auf Mäuse teratogene Effekte habe. Die Muttertiere erhielten während der ganzen Schwangerschaft

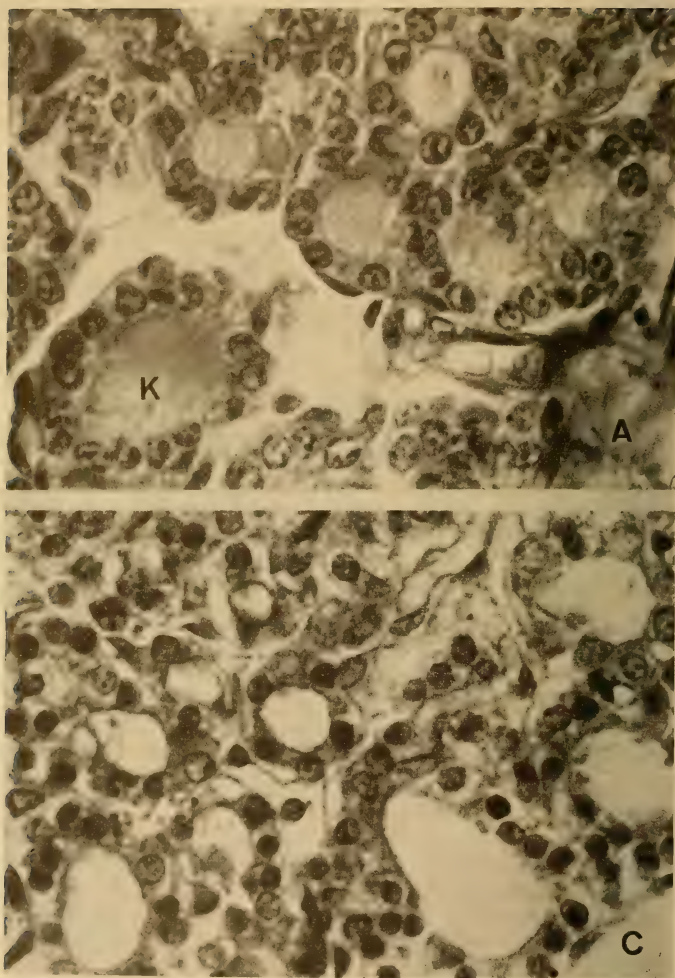
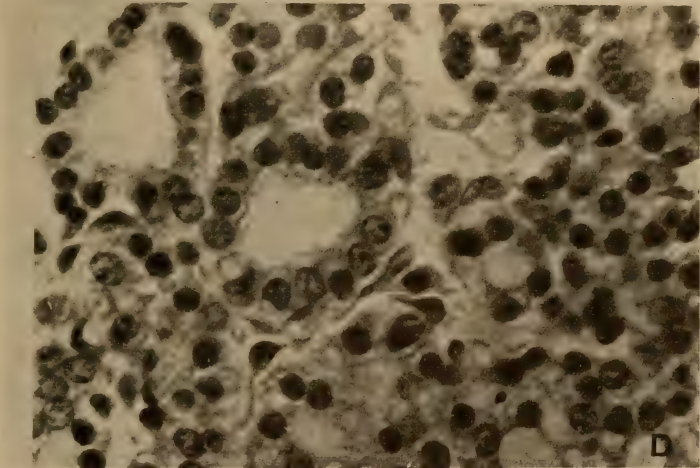
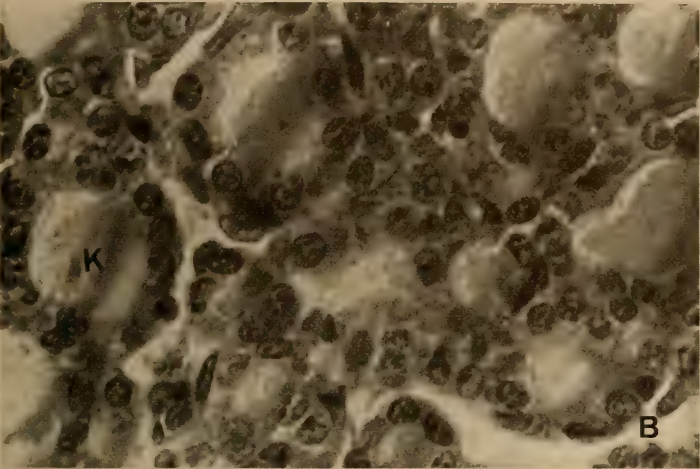


ABB. 3.

Azan-Färbung von Schilddrüsenfollikeln neugeborener Mäuse
nach PTC-Behandlung (A und B), bzw. ohne Behandlung (C und D).
K = Kolloid (1 cm entspricht 10μ).



Trinkwasser mit 40 mg PTC/l. Die neugeborenen Mäuse zeigten keine Störungen in der Skelett- und Extremitätenbildung. Dagegen waren nach PTC-Behandlung die Grösse, das Gewicht und der Stickstoffgehalt des Gehirns gegenüber den Kontrollen erniedrigt. In der Schilddrüse liess sich das Kolloid anfärben, was bei Kontrollen nicht gelang. Es wird diskutiert, ob PTC als Thyreostatikum wirke und damit über die Hemmung der Schilddrüse das Gehirn beeinflusse.

RÉSUMÉ

Des recherches ont été effectuées en vue de déterminer si le PTC avait des effets tératogènes sur des souris dont les mères avaient reçues 40 mg de PTC par litre d'eau potable pendant toute leur grossesse. Les nouveaux-nés ne montrèrent aucune déformation ni du squelette, ni des extrémités. Par contre, après traitement avec le PTC, la grandeur, le poids et la teneur en azote du cerveau étaient diminués par rapport aux contrôles.

Dans la thyroïde, le colloïde se laissa colorer, ce qui n'était pas possible chez les animaux de contrôle. On se demande si le PTC agit sur l'équilibre thyroïdien et, en réprimant l'action de la thyroïde, influence le cerveau.

SUMMARY

It was investigated whether PTC has a teratogenic effect on mice. Females received during the whole pregnancy drinking water containing 40 mg PTC/l. There were no visible malformations of the skeleton or the limbs in new born mice. But a significant reduction of size, weight and nitrogen content of the brain could be observed in PTC-treated animals, compared with controls.

The colloid of the thyroid gland was stainable in the experimental animals but not in the controls. It is discussed whether PTC acts as a thyreostatic agent having an influence on the brain by inhibiting the thyroid gland.

LITERATUR

- BALAZS, R. 1968. *Factors affecting protein metabolism in the brain*. Biochem. J. 106: 1.
— 1968. *Biochemical effects of thyroid deficiency on the developing brain*. J. Neurochem. 15: 1335-1339.
FORD, D. H. 1968. *Central nervous system — thyroid interrelationships*. Brain Res. 7: 329-349.
GEEL, S., T. VALCANA, P. TIMIRAS. 1967. *Effect of neonatal hypothyroidism and of thyroxine on L-¹⁴C-leucine incorporation in protein in vivo and the relationship to ionic levels in the developing brain of the rat*. Brain Res. 4: 143-148.
GEER, M. et al. 1964. *Antithyroid compounds*. In: PITT-RIVERS R., W. TROTTER, ed.: *The thyroid gland*, vol. 1: 357-389.

- LEVINE, S. and R. MULLINS. 1966. *Hormonal influences on brain organization in infant rats*. Science 152: 1585-1591.
- MYANT, N. B. 1966. *On the possible role of the thyroid in the control of the development of the mammalian brain*. Biol. neonat. 9: 148-152.
- NIEVEL, J., N. ROBINSON and J. T. EAYRS. 1968. *Protein synthesis in the brain of rats thyroidectomized at birth*. Experientia 24: 677-678.
- STERN, C. 1960. *Principles of human genetics*, 2nd ed., London.
- TALANTI, S. and V. PASANEN. 1968. *Effect of thiouracil and excess thyroxine on the incorporation of ^{35}S -labelled cysteine in the subcommissural organ of the rat*. Life Sci. 7: 1245-1249.
- ZBÄREN, J. 1969. *Gefärbter Knorpel in aufgehellten Totalpräparaten*. Mikrokosmos 58: 310-313.

N^o 36. **H. Stadler** und **R. Weber**. — Autoradiographische Untersuchungen über die Frühwirkung von Thyroxin auf die RNS-Synthese im Gehirn von Xenopuslarven.¹
(Mit 4 Textabbildungen)

Abteilung für Zellbiologie, Zoologisches Institut der Universität Bern.

1. EINLEITUNG

Die Tatsache, dass die vielfältigen morphologischen und metabolischen Veränderungen der Metamorphose bei Kaulquappen durch die Hormone der Schilddrüse ausgelöst werden können, bietet günstige Voraussetzungen, um die molekularen Vorgänge der Hormonwirkung zu erfassen. Da das Metamorphosegeschehen mit vielen Differenzierungsvorgängen verknüpft ist, die ihrerseits an die Abgabe neuer genetischer Information gebunden sind, ist zu erwarten, dass die Schilddrüsenhormone in die Regulation der Biosynthese von zellspezifischen Proteinen eingreifen.

Diese Annahme wird gestützt durch den Befund, wonach Metamorphoseerscheinungen bei Amphibienlarven durch Hemmstoffe der Proteinsynthese, z.B. Actinomycin D *in vivo* (ZALTA und BEETSCHEN, 1965; WEBER, 1966) und *in vitro* (TATA, 1966) gehemmt werden können. Ferner zeigen neuere biochemische Untersuchungen, dass bei der hormonell induzierten metabolischen Reifung der Leber von Kaulquappen zunächst die RNS-Synthese ansteigt, während zellspezi-

¹ Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung (Gesuch Nr. 4323).

Herrn PD. Dr. C. SCHLATTER (Gerichtlich-medizinisches Institut der Universität Bern) danken wir für die Hilfe bei den Messungen im Szintillationszähler.

fische Proteine erst nach einer Latenzzeit von mehreren Tagen nachgewiesen werden können (NAKAGAWA et al., 1967; TATA 1967). Bemerkenswert erscheint uns ferner eine ältere Beobachtung von FINAMORE und FRIEDEN (1960), wonach Trijodthyronin wohl in der Leber, nicht aber im Schwanzgewebe eine Stimulation der RNS-Synthese hervorruft.

Mit Ausnahme der Arbeit von TATA (1967), in der als erstes Anzeichen der Hormonwirkung eine erhöhte RNS-Synthese im Zellkern nachgewiesen wurde, beziehen sich die meisten Befunde auf die Gesamt-RNS in der Leber, wobei keine Schlüsse in bezug auf die Vorgänge im Kern bzw. im Cytoplasma möglich sind. Aus diesem Grunde und in der Absicht, die frühen Metamorphosereaktionen in verschiedenen Geweben erfassen zu können, haben wir versucht, die kurzfristige Wirkung von Thyroxin (T_4) auf den RNS-Stoffwechsel in verschiedenen Organen von *Xenopus*larven mit Hilfe der Autoradiographie darzustellen. Im folgenden werden die Ergebnisse am Gehirn, dessen RNS-Synthese durch T_4 besonders stark stimuliert wird, unter Berücksichtigung qualitativer und quantitativer Aspekte dargestellt.

2. MATERIAL UND METHODEN

Als Versuchstiere dienten Larven von *Xenopus laevis* im Prometamorphosestadium 56 nach NIEUWKOOP und FABER (1956). Für jedes Experiment wurden Larven aus derselben Eiablage verwendet.

Zur spezifischen Darstellung der RNS-Synthese wurde Uridin-5- 3H (Calbiochem, Los Angeles, spez. Akt. 3,3 bzw. 1 Ci/mM) als Vorstufe verwendet und davon pro Larve 2 μCi in 10 μl A. dest. intraperitoneal injiziert. Thyroxin wurde in der Bade-
flüssigkeit in einer Konzentration von $5 \cdot 10^{-8}$ M (L-Thyroxin-Na-Salz purum, Fluka, Buchs, Schweiz) bei 23–25°C appliziert und alle 24 h erneuert. Actinomycin D² wurde in einer Menge von 1 μg pro Larve intraperitoneal injiziert.

Für die Herstellung autoradiographischer Präparate wurden die Larven in Äthanol-Eisessig (3:1) während 1 h fixiert, anschliessend während 30 min in 70% Äthanol gewaschen, entwässert und in Paramat (Gurr Ltd., London) eingebettet. Es wurden 4 μ dicke Querschnitte durch das Diencephalon hergestellt. Die Schnitte wurden gründlich entparaffiniert, in A. dest. übergeführt und nach der sog. „dipping technique“ mit Kodak Nuclear Track Emulsion, Typ NTB 2, beschichtet. Die Exposition der Präparate erfolgte trocken bei 4°C. Je nach spezifischer Aktivität des Tracers wurde eine optimale Expositionszeit zwischen 12 und 49 Tagen ermittelt. Nach der photographischen Entwicklung wurden die Präparate nach einer modifizierten Masson-Goldner-Methode gefärbt.

Zur Prüfung der Spezifität des Einbaues von Uridin- 3H wurden einzelne Schnitte vorgängig der Beschichtung mit Photoemulsion mit RNase (RNase puriss. Fluka, Buchs, Schweiz, 2 mg/ml A. dest.) während 2 h bei 37°C behandelt, um die RNS zu extrahieren.

Die quantitative Auswertung der Autoradiogramme erfolgte durch Auszählen der Silberkörner in der Photoschicht über den Zellkernen. Von den erhaltenen Werten wurde der „Background“ abgezogen, welcher ausserhalb markierter Gewebeschnitte und

² Actinomycin D wurde uns freundlicherweise von den MERCK, SHARP und DOHME, Research Laboratories, Rahway (USA), zur Verfügung gestellt.

über unmarkierten Geweben bestimmt wurde. Durch Einhaltung möglichst konstanter Bedingungen bei den einzelnen Präparationsschritten konnten trotz teilweise grossen Streuungen reproduzierbare Resultate erzielt werden.

Zum Vergleich mit den autoradiographischen Ergebnissen wurde noch der Gehalt an Uridin- ^3H in der Säure-fällbaren Fraktion pro Gehirn im Flüssigkeits-Szintillationszähler direkt bestimmt. Frisch entnommene Gehirne wurden bei 0°C in 0.5 ml einer Natriumacetatlösung mit RNase-Hemmern (Polyvinylsulfat und Bentonit) homogenisiert, und das Homogenat zur Fällung der RNS mit 5%iger Perchlorsäure, Alkohol und Äther (nach TATA & WIDNELL, 1966) versetzt. Das Präzipitat wurde 30 min bei 80°C in 2 N NaOH hydrolysiert und mit einem Lösungsvermittler (Bio-Solv BBS 2, Beckman) in Szintillatorflüssigkeit (Beckman-application information: Liquid scintillation counting of tissues) übergeführt.

3. ERGEBNISSE UND DISKUSSION

3.1. *Lokalisation und Spezifität der Inkorporationsprodukte von Uridin- ^3H nach Thyroxin-Behandlung*

Die qualitativen Befunde über den Einbau von Uridin- ^3H im Gehirn sind in Abbildung 1 für eine Markierungsdauer von 4 h dargestellt. Aufgrund der Verteilung der Silberkörner in der Photoschicht ergibt sich sowohl bei unbehandelten Larven (Abb. 1A) wie auch bei solchen, die 24 h mit T_4 vorbehandelt wurden (Abb. 1B), eine eindeutige Lokalisation der Einbauprodukte in den Zellkernen. Zu beachten ist die diffuse Verteilung der Silberkörner im Kernraum und das Fehlen einer bevorzugten Markierung der Nucleolen. Dieses Verteilungsmuster bleibt auch bei einer Markierungszeit von 24 h unverändert. Aus dem Vergleich der Abb. 1A und 1B geht ferner hervor, dass eine Behandlung mit T_4 von 24 h einen erhöhten Einbau von Uridin- ^3H in die Zellkerne zur Folge hat, ohne dass sich das intrazelluläre Verteilungsmuster wesentlich ändert.

Zur Kennzeichnung der Einbauprodukte ist das Ergebnis der Ribonucleasebehandlung aufschlussreich. Das Fehlen jeglicher Markierung nach Einwirkung dieses Enzyms (Abb. 1C) zeigt an, dass Uridin- ^3H vorwiegend in RNS eingebaut wird, und dass freies oder in Cytidin- ^3H umgebautes Uridin- ^3H in unsern Präparaten kaum in Erscheinung tritt.

3.2. *Versuch einer quantitativen Erfassung der Thyroxin-Wirkung auf den RNS-Stoffwechsel*

Im folgenden ist zu untersuchen, ob die autoradiographischen Präparate quantitativ zur Erfassung der T_4 -Wirkung ausgewertet werden können. Wir stützen uns dabei auf die Ergebnisse von je 20 Auszählungen aus 3 Experimenten, wobei die Unterschiede jeweils mit Hilfe des „t-Tests“ auf Signifikanz geprüft wurden.

In Abbildung 2 ist die Beziehung zwischen Markierungsdauer und Einbau von Uridin- ^3H unter verschiedenen Versuchsbedingungen dargestellt. Bei unbe-

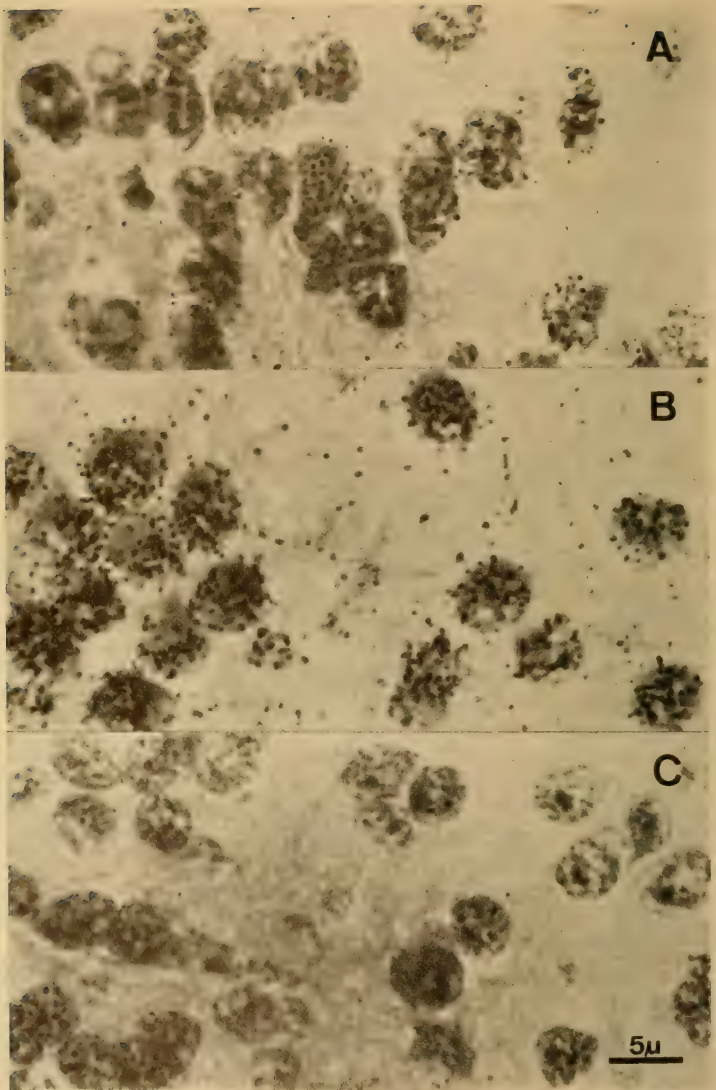


ABB. 1.

Verteilungsmuster der Inkorporationsprodukte
 von Uridin- ^3H im Gehirn von *Xenopus*-Larven.
 Dauer der Markierung mit Uridin- ^3H : 4 h. A = unbehandelte Larven;
 B = Larven nach 24 h Vorbehandlung mit Thyroxin;
 C = wie B, jedoch Schnitte mit Ribonuclease behandelt.

handelnden Larven zeigt es sich, dass die Zahl der Silberkörner/Zellkern mit zunehmender Markierungsdauer ansteigt, wobei die Zunahme zwischen 4 und 24 h etwa 100 % erreicht. Entsprechendes gilt für Larven, die 24 h vor und während der Verabreichung von Uridin- ^3H mit T_4 behandelt wurden. Auch hier beträgt

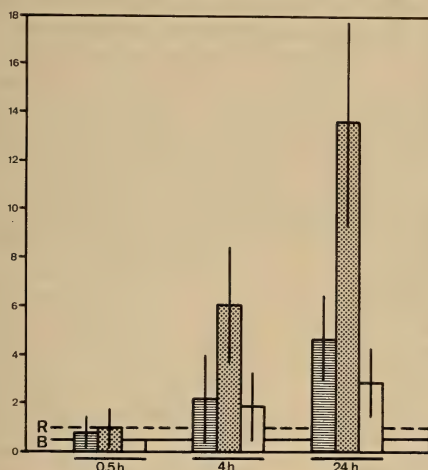


ABB. 2.

Die Wirkung von Thyroxin und Actinomycin auf die Inkorporation von Uridin- ^3H im Gehirn von *Xenopus*-Larven.

Ordinate: Anzahl Silberkörner pro Zellkern.

Abszisse = Markierungsdauer mit Uridin- ^3H + Thyroxin bei behandelten Larven. Schraffierte Säulen = Kontrollen, punktierte Säulen = 24 h Vorbehandlung mit Thyroxin, weiße Säulen = 24 h Vorbehandlung mit Actinomycin D. Mittelwerte aus je 20 Zählungen \pm Standardabweichung. R = obere Grenze der RNase-resistenten Markierung, B = "Background".

die Zunahme der Markierung in den Zellkernen zwischen 4 und 24 h mehr als 100 %, obwohl die Absolutwerte im Vergleich zu den Kontrollen für beide Markierungszeiten um mehr als 200 % höher liegen. Die Wirkung von T_4 äußert sich unter den erwähnten Bedingungen in einer markanten Zunahme des Einbaus von Uridin- ^3H in die Zellkerne. Dass diese Wirkung bei kurzen Markierungszeiten (30 min) nicht festgestellt werden kann, dürfte darauf beruhen, dass die Gleichgewichtskonzentration an Uridin- ^3H im Gehirn noch nicht erreicht wird. Um die Wirkung von T_4 mittels Autoradiographie erfassen zu können, müssen demnach Markierungszeiten von mehr als 30 min gewählt werden. Aus Abbildung 2

ist ferner ersichtlich, dass eine der Markierung um 24 h vorausgehende Injektion von 1 μ g Actinomycin D die Inkorporation von Uridin- 3 H erniedrigt, und dass die Hemmung bei einer Markierungsdauer von 24 h noch ausgeprägter ist.

Um abklären zu können, ob die Zahl der Silberkörner ein verlässliches Mass für den Einbau von Uridin- 3 H darstellt, wurde in 2 Versuchen noch der Gehalt an Uridin- 3 H in der Säurefällbaren RNS-Fraktion mit der Szintillationsmethode bestimmt. Abbildung 3 zeigt, dass die Inkorporation bei kurzen Markierungszeiten (4 h) im Falle der Autoradiographie für Larven unabhängig von der Dauer der T_4 -behandlung gegenüber Kontrollen um das Dreifache erhöht ist. Demgegenüber ergibt die direkte Bestimmung des Gehalts an Uridin- 3 H nur nach vorausgehender, nicht aber bei simultaner Behandlung mit T_4 eine signifikante Zunahme der Inkorporation. Bei einer Markierungsdauer von 24 h ergeben jedoch beide Methoden unabhängig von der Behandlungsdauer mit T_4 dieselbe Zunahme der Inkorporation nach Hormonbehandlung. Daraus leiten wir ab, dass die quantitative Auswertung von Autoradiogrammen für die Beurteilung der T_4 -Wirkung auf die RNS-Synthese mindestens näherungsweise verwendet werden kann.

0h	24h	26h	48h	cpm pro Gehirn im Säure-unlös- lichen Material	Verhältnis zu den Kontrollen	Silberkörner pro Zellkern	Verhältnis zu den Kontrollen
<div> <div>— Vorbehandlung</div> <div> <div>--- Uridin-3H</div> <div>— Thyroxin</div> </div> </div>							
Markierung				1190 \pm 130	1	2.2 \pm 1.8	1
				6460 \pm 1360	1	4.7 \pm 1.5	1
				1290 \pm 150	1.1	6.1 \pm 2.3	2.8 ²
				9880 \pm 1030	1.5	6.8 \pm 3.9	1.5
				8270 \pm 790	6.9 ²	6.1 \pm 2.4	2.8 ²
				21250 \pm 2010	3.3 ²	13.8 \pm 5.4	2.9 ²

ABB. 3.

Die Frühwirkung von Thyroxin auf die Inkorporation von Uridin- 3 H im Gehirn von *Xenopus*-Larven.

Vergleich der autoradiographischen Ergebnisse (3 Versuche) mit denen der Szintillationszählung (2 Versuche). Es sind die Mittelwerte und die Standardabweichung angegeben. ²: signifikanter Unterschied gegenüber Kontrollen ($p < 0.01$).

In Bezug auf die Frühwirkung des T_4 im Gehirn ergeben die in Abbildung 3 dargestellten Befunde erste Anhaltspunkte. Die quantitative Auswertung der Autoradiogramme zeigt, dass nach 4 h Hormonbehandlung bereits eine erhöhte RNS-Synthese nachgewiesen werden kann, und dass diese Wirkung nach 48 h noch im gleichen Ausmass vorhanden ist. Die autoradiographischen Beobach-

tungen stimmen mit den biochemischen Befunden (FINAMORE und FRIEDEN, 1960; NAKAGAWA et al., 1967; BLATT et al., 1969) an der Leber von Kaulquappen darin überein, dass sie innerhalb der ersten 24 h der T_4 -Behandlung eine etwa um das Doppelte erhöhte Syntheserate für RNS anzeigen. Im Einklang mit TATA (1967) zeigen unsere Autoradiogramme, dass die ersten Anzeichen der Hormonwirkung in einer Stimulation der nucleären RNS-Synthese zum Ausdruck kommen.

3.3. Die Hemmung der RNS-Synthese durch Actinomycin D

In früheren Versuchen wurde beobachtet, dass eine einmalige Injektion von Actinomycin D bei *Xenopus*-Larven im Stadium des Vorderbeindurchbruchs die Metamorphose stark verzögert (WEBER, 1966). Es war daher von Interesse, die Wirkung von Actinomycin D auf den Einbau von Uridin- 3H zu untersuchen.

0h	24h	28h	48h	Silberkörner pro Zellkern	Verhältnis zu den Kontrollen
<div> <div>— Vorbehandlung</div> <div> <div>--- Uridin-3H</div> <div>— Thyroxin</div> <div>- - - Actinomycin</div> </div> </div> <div>Markierung</div>					
				3.3 ± 2.1	1
				6.8 ± 3.8	1
				1.9 ± 1.4	0.6^1
				2.9 ± 1.4	0.4^2
				10.7 ± 2.7	3.2^2
				13.3 ± 3.9	2^2
				3.4 ± 2.9	1.1
				8.0 ± 3.1	1.2

ABB. 4.

Die Wirkung von Actinomycin D auf die normale und die Thyroxin-induzierte RNS-Synthese im Gehirn von *Xenopus*-Larven.

Signifikanz der Unterschiede gegenüber Kontrollen: $^1: p < 0.05$, $^2: p < 0.01$.

Dass eine Vorbehandlung der Larven mit diesem Antibiotikum den Einbau von Uridin- 3H hemmt, wurde bereits in Abbildung 2 dargestellt. Im folgenden werden noch die Befunde über den Einfluss von Actinomycin D auf die spontane bzw. durch T_4 stimulierte RNS-Synthese angeführt. Abbildung 4 zeigt, dass nach einmaliger Injektion von $1 \mu g$ Actinomycin D der Einbau von Uridin- 3H im

Gehirn von unbehandelten Larven bei einer Markierungsdauer von 4 h um 40% und bei einer solchen von 24 h sogar um 60% gehemmt ist. Wurde die RNS-Synthese durch 24 h T_4 -Behandlung aktiviert, so bewirkt Actinomycin D eine signifikante Hemmung des Einbaus von Uridin- 3H , der jedoch noch dasselbe Ausmass erreicht wie bei Larven ohne Hormonbehandlung. Ferner ist zu beachten, dass bei T_4 -induzierter, im Gegensatz zur spontanen RNS-Synthese, die durch Actinomycin D bedingte Hemmung des Einbaus von Uridin- 3H bei einer Markierungsdauer von 24 h geringer ist als bei einer solchen von 4 h. Dieser Befund spricht für eine antagonistische Wirkung von T_4 auf die durch Actinomycin D verursachte Hemmung der RNS-Synthese.

Die autoradiographischen Befunde zeigen, dass die RNS-Synthese im Gehirn von unbehandelten und T_4 -behandelten Larven auf etwa die Hälfte herabgesetzt wird. Angesichts des Ausmasses der Hemmwirkung muss man annehmen, dass nicht nur die Transkription, d.h. die Bildung von Boten-RNS, sondern auch diejenige von ribosomaler RNS (REICH und GOLDBERG, 1964) oder noch anderer RNS-Fraktionen durch Actinomycin D betroffen werden. Aus diesem Grunde kann die *in vivo* beobachtete Metamorphosehemmung bei *Xenopus*-Larven durch Actinomycin D nicht durch den Ausfall einer einzigen RNS-Fraktion erklärt werden.

In diesem Zusammenhang sei erwähnt, dass erste Befunde nach elektrophoretischer Auftrennung der RNS-Fraktionen (RYFFEL und WEBER, unveröffentlicht) eine generelle Stimulation ihrer Synthese durch T_4 wahrscheinlich machen. Ferner sind in neuester Zeit in Kernen von eukaryoten Zellen neue Typen von RNS bekannt geworden, die im Kern umgesetzt werden und offenbar keine direkte Beziehung zur Proteinsynthese haben (WEINBERG et al., 1969). Es ist denkbar, dass die im Autoradiogramm beobachtete diffuse Verteilung der Inkorporationsprodukte von Uridin- 3H teilweise sog. „Heterodisperse nucleäre RNS“ (WEINBERG et al., 1969) darstellt, deren Beziehung zur Hormonwirkung allerdings noch der Abklärung bedarf.

ZUSAMMENFASSUNG

Mit Hilfe der Autoradiographie kann am Gehirn von *Xenopus*-Larven bereits nach 4 h Behandlung mit $5 \cdot 10^{-8}M$ L-Thyroxin eine signifikante Zunahme des Einbaus von Uridin- 3H in den Zellkernen nachgewiesen werden. Die Markierung ist gegen Ribonuclease empfindlich.

Die quantitative Auswertung der Autoradiogramme und die direkte Bestimmung von eingebautem Uridin- 3H in die Säure-fällbare RNS-Fraktion ergeben ähnliche Ergebnisse in bezug auf die Stimulation der RNS-Synthese durch Thyroxin.

Actinomycin D hemmt die durch Thyroxin bedingte Stimulation der RNS-synthese, wobei vermutlich verschiedene RNS-Fraktionen betroffen werden.

SUMMARY

It is possible with the aid of autoradiography to demonstrate a significant stimulation of the incorporation of uridine- ^3H into the nuclei of larval *Xenopus* brain tissue after 4 hours of treatment with 5.10^{-8}M L-thyroxine. The products of uridine- ^3H incorporation are removed by RNase.

Grain counts in autoradiograms and direct determinations of uridine- ^3H content in the acid-insoluble RNA fraction of brain tissue have been found to give comparable results with regard to the stimulation of RNA-synthesis by thyroxine.

Actinomycin D considerably depresses thyroxine-induced stimulation of RNA-synthesis, presumably affecting different species of RNA.

RÉSUMÉ

L'analyse autoradiographique a démontré que chez des larves de *Xenopus*, traitées pendant 4 heures par une solution de 5.10^{-8}M de L-thyroxine, il y a une augmentation significative de l'incorporation de l'uridine- ^3H dans les noyaux du cerveau. L'absence de marquage après traitement des coupes à la ribonucléase indique que l'uridine- ^3H est incorporé dans l'ARN.

L'évaluation quantitative des préparations autoradiographiques et l'estimation directe de l'uridine- ^3H incorporé dans l'ARN insoluble dans l'acide, ont donné des résultats comparables sur l'action stimulatrice de la thyroxine sur la synthèse de l'ARN.

La stimulation de la synthèse de l'ARN, provoquée par la thyroxine, est fortement inhibée par l'actinomycine D.

LITERATUR

- BLATT, L. M., K. H. KIM and P. P. COHEN. 1969. *The effect of thyroxine on ribonucleic acid synthesis by premetamorphic tadpole liver cell suspensions*. J. Biol. Chem. 244: 4801-4807.
- FINAMORE, F. J. and E. FRIEDEN. 1960. *Nucleic acids and induced amphibian metamorphosis*. J. Biol. Chem. 235: 1751-1755.
- NAKAGAWA, H., K. H. KIM and P. P. COHEN. 1967. *Studies on ribonucleic acid synthesis in tadpole liver during metamorphosis induced by thyroxine*. J. Biol. Chem. 242: 635-641.
- NIEUWKOOP, P. D. and J. FABER. 1956. *Normal Table of Xenopus laevis*. North Holland Publ. Comp., Amsterdam.
- REICH, E. and I. H. GOLDBERG. 1964. *Actinomycin and nucleic acid function*. Progr. Nucleic Acid Res. Mol. Biol. 3: 184-234.
- TATA, J. R. 1966. *Requirement for RNA and protein synthesis for induced regression of the tadpole tail in organ culture*. Develop. Biol. 13: 77-94.

- TATA, J. R. and C. C. WIDNELL. 1966. *Ribonucleic acid synthesis during early action of thyroid hormones*. *Biochem. J.* 98: 604-620.
- 1967. *The formation, distribution and function of ribosomes and microsomal membranes during induced amphibian metamorphosis*. *Biochem. J.* 105: 783-801.
- WEBER, R. 1966. *Über den Wirkungsmechanismus des Thyroxins in der Metamorphose der Amphibien*. *Rev. suisse Zool.* 73: 559-567.
- WEINBERG, R., C. VESCO and S. PENMAN. 1969. *New types of RNA in HeLa cells*. *Ann. Embr. Morph. Suppl.* 1: 63-80.
- ZALTA, J. P. et J. C. BEETSCHEN. 1965. *Influence de l'actinomycine D sur la métamorphose induite par la thyroxine chez l'Axolotl*. *C. R. Acad. Sci. Paris* 260: 2921-2924.

N° 37. — Anne Droin, Verena Uehlinger et Jacqueline Reynaud. — Une mutation létale récessive, « bt » (bent tail) chez *Xenopus laevis* Daudin. ¹ (Avec 10 figures et 1 tableau)

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

INTRODUCTION

La mutation décrite ci-dessous a été la première des mutations découvertes par FISCHBERG (communication personnelle) dans le cadre de l'analyse génétique des noyaux somatiques. Elle a été trouvée dans la descendance d'un couple d'animaux issus chacun d'une transplantation nucléaire; elle est mentionnée, en 1964, sous le nom de M 1 par FISCHBERG et collaborateurs; plus récemment, elle a été retrouvée dans les descendances de deux autres animaux de transplantation croisés avec des partenaires sauvages.

Les croisements effectués entre ces différents animaux ou leurs F₁ montrent bien qu'il s'agit de la même mutation dont l'expression peut, cependant, varier, surtout selon les parents utilisés.

DESCRIPTION DU PHÉNOTYPE

Les embryons homozygotes bt/bt présentent un syndrome qui peut se manifester plus ou moins tôt suivant les croisements et à l'intérieur même de ceux-ci. Ainsi nous avons pu observer trois formes: un syndrome précoce, un syndrome type, le plus fréquemment observé, et un syndrome tardif.

¹ Travail exécuté grâce à une subvention du Fonds national suisse de la recherche scientifique (requêtes n° 4411 et 3.60.68).

Syndrome type.

Quatre jours après la fécondation, au moment où l'intestin se forme (stade 42 selon NIEUWKOOP et FABER, 1956), les embryons homozygotes se reconnaissent par l'apparition, au niveau des yeux et du cœur, de légers œdèmes, d'un retard dans le développement de l'intestin et par des traces de vitellus non digéré sur l'axe de la queue.

Celle-ci, 2 jours après l'apparition du syndrome, se plie vers le haut en formant un angle de 45 degrés environ (fig. 1). La flexion peut s'accroître et l'extrémité de la queue se replier encore une fois ce qui lui donne un aspect de crochet. A l'endroit de la flexion les cellules de la chorde sont déformées mais l'origine de la flexion n'a pas été déterminée.

Les œdèmes se développent beaucoup (fig. 3 et 7), il en apparaît d'autres au niveau du pronéphros et dans les nageoires et de très caractéristiques de chaque côté du cloaque.

Le développement du cœur et de l'appareil branchial d'un têtard « bent tail » âgé de 6 jours (fig. 3) est retardé par rapport à celui d'un têtard normal du même âge (fig. 2). L'épithélium du pharynx et le mésenchyme qui l'entoure présentent des signes de pycnose particulièrement bien visibles dans la région des arcs branchiaux (fig. 4).

Chez le mutant, le développement de l'intestin s'arrête au stade de la première torsion (42/43) tandis que le contrôle du même âge (6 jours) en est au stade 45/46 (fig. 5). Les parois de l'estomac et de l'intestin se creusent et des hémorragies apparaissent (fig. 6). Ces dernières peuvent aussi se produire sur le cerveau et le pronéphros.

A 7 jours et demi, la dégénérescence est plus avancée; au niveau du cœur et du pharynx (fig. 7), les arcs branchiaux sont devenus à peine reconnaissables, l'épithélium est totalement désordonné et des déchets cellulaires remplissent la cavité pharyngienne (fig. 8). Les parois du tube digestif sont presque complètement rongées tandis que les tubules pronéphrétiques apparaissent plutôt gonflés par l'œdème (fig. 9). Le tube nerveux, la chorde et les muscles ne présentent pas de dégénérescence marquée (sauf chez des têtards à syndrome précoce).

Les têtards « bent tail » finissent par mourir 3 à 4 jours après avoir montré les premières manifestations du syndrome, les têtards normaux étant, à ce moment-là, au stade de la prise de nourriture.

Syndrome précoce et syndrome tardif.

Le syndrome précoce apparaît chez des embryons âgés de 3 jours (st. 38/39); ils présentent alors de la microcéphalie et de la microphthalmie; l'intestin est moins différencié et les hémorragies moins fréquentes.

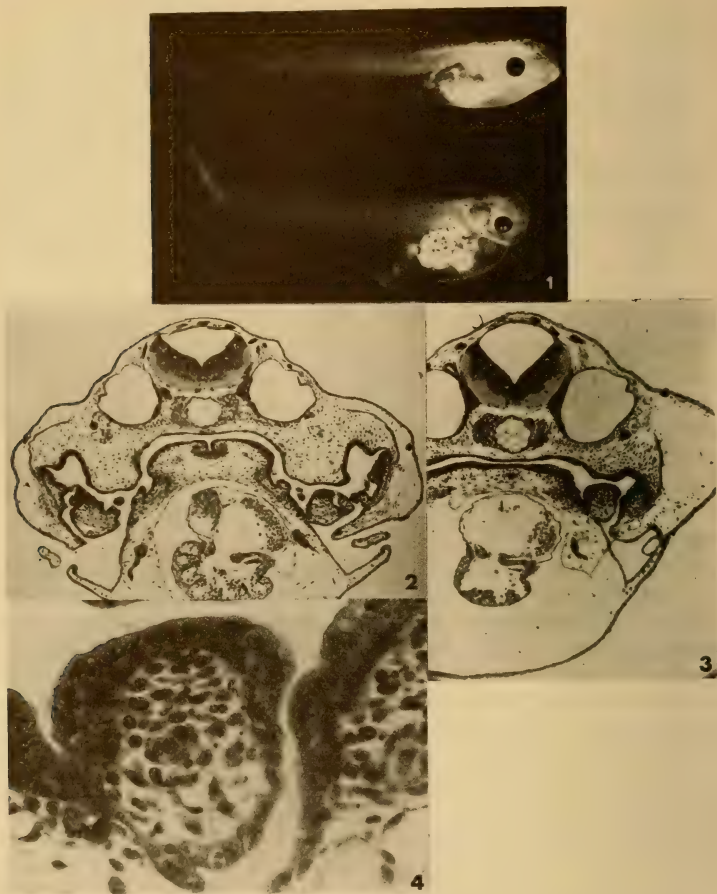


FIG. 1.

Têtard normal (en haut) et têtard « bent tail » (en bas) âgés de 6 jours.

FIG. 2.

Coupe transversale, au niveau du cœur, d'un têtard normal âgé de 6 jours.

FIG. 3.

Coupe transversale, au niveau du cœur, d'un têtard « bent tail » âgé de 6 jours.

FIG. 4.

Arc branchial droit de la figure 3 à un grossissement plus fort; quelques noyaux en pycnose.

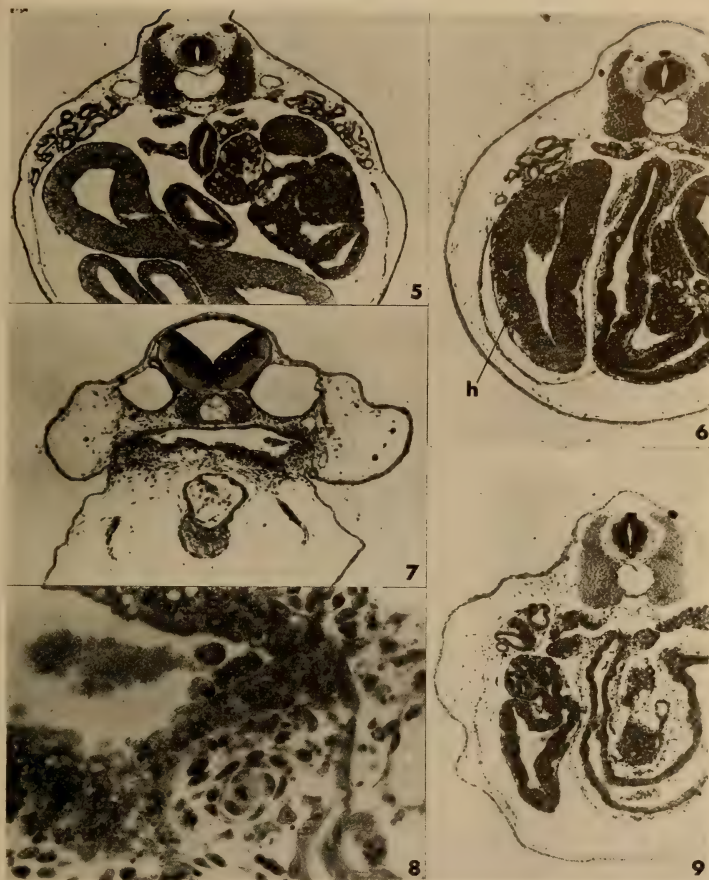


FIG. 5. Coupe transversale, au niveau du tube digestif, d'un têtard normal âgé de 6 jours.

FIG. 6. Coupe transversale, au niveau du tube digestif, d'un têtard « bent tail » âgé de 6 jours; h = hémorragie.

FIG. 7. Coupe transversale, au niveau du cœur, d'un têtard « bent tail » âgé de 7 jours et demi.

FIG. 8. Paroi droite du pharynx de la figure 7; pycnose généralisée.

FIG. 9. Coupe transversale, au niveau du tube digestif, d'un têtard « bent tail » âgé de 7 jours et demi.

Le syndrome tardif se manifeste chez des têtards âgés de 5 jours dont l'intestin est en partie déjà formé (st. 44/45). La cavité cœlomique présente également un œdème et l'intestin se trouve repoussé dans la partie antérieure de cette cavité.

MODE DE TRANSMISSION DE LA MUTATION

Parmi les F_1 issues des grenouilles de transplantation qui ont été analysées génétiquement dans notre laboratoire, trois d'entre elles étaient hétérozygotes pour cette mutation (F_1 17.20; F_1 75.63; F_1 20.72).

Les résultats des croisements effectués au sein de ces F_1 , *inter se*, ainsi que les « backcrosses » avec les parents sont résumés dans le tableau 1. Les pourcentages sont calculés d'après les totaux des embryons obtenus dans ces croisements. Ils montrent qu'il s'agit d'un facteur mendélien récessif dont la pénétrance est de 100%.

TABLEAU 1

Mode de transmission de la mutation « bent tail »

Génotypes croisés	Taux théorique de « bt »	Nombre de croisements	Taux de « bt »	
bt/+ × bt/+	25%	26 {	8: F_1 17.20	274/1063 25,8%
			3: F_1 75.63	30/ 146 20,5%
			6: F_1 20.72	207/ 886 23,4%
			4: F_1 17.20 × F_1 75.63	46/ 217 21,2%
			2: F_1 17.20 × F_1 20.72	47/ 202 23,3%
			1: F_1 20.72 × F_1 17.20	4/ 17 23,5%
			2: F_1 75.63 × F_1 20.72	104/ 364 28,5%
			Total: 712/2895	24,6%
bt/+ × +/+	0%	15 {	2: F_1 17.20	0/ 347 0 %
			13: F_1 20.72	0/1929 0 %
			Total: 0/2276	0 %

ORIGINE DE LA MUTATION

L'arbre généalogique des trois descendance présentant la mutation « bent tail » est illustré dans la figure 10. Cette mutation a tout d'abord été trouvée dans la F_2 17.20 puis a été retrouvée dans les deux autres F_2 (75.63 et 20.72).

Nous avons désigné par D les parents des embryons donneurs des noyaux transplantés. Parmi les animaux D, la ♀ 00 seule a pu être testée pour « bent tail », les autres étant morts ou inconnus au moment de la découverte de la mutation. La ♀ 00, ancêtre commun de ces 3 différentes F_1 a été croisée avec son fils hétérozygote pour « bt », le ♂ 20, elle s'est montrée de type sauvage.

Dans la génération parentale P, constituée par les animaux issus des transplantations nucléaires et leurs partenaires, les ♀ 17 et 75 et les ♂ 20 et 72 ont été testés avec des porteurs hétérozygotes: la ♀ 75 et le ♂ 20 sont hétérozygotes, la ♀ 17 et le ♂ 72 sauvages. La ♀ 20 n'a pas été testée avant sa mort. Le ♂ 63 n'a pas été testé directement. Lors du croisement avec la ♀ 75, le nombre des embryons

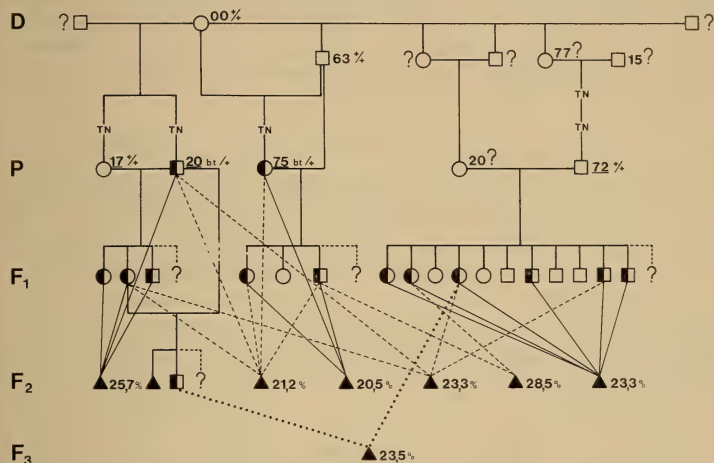


FIG. 10.

Arbre généalogique des 3 descendes présentant la mutation «bt». TN: transplantation nucléaire; ?: animaux inconnus ou non testés pour la mutation; 75, 17, 20, 72: animaux de transplantation; —: croisements au sein des F₁ (y compris P); - - - -: croisements entre F₁ (y compris P); . . . : croisements entre F₁ et F₂; ● ou ■: ♀ ou ♂ hétérozygotes; ▲: embryons homozygotes.

était trop petit et l'identification des anomalies rendue difficile à cause de la mauvaise qualité des œufs. Cependant, deux autres F₂ issues de ce ♂ 63, les F₂ 77.63 et 71.63 n'ont jamais montré de mutants dans 17, respectivement 14 croisements différents. On doit assumer que le ♂ 63 était de type sauvage ($p = 0,1\%$). En outre, dans une F₂ de la ♀ 75 avec un autre ♂, le ♂ 51, il n'a jamais été trouvé non plus d'embryons « bent tail » dans 19 croisements différents bien que la ♀ 75 était hétérozygote. (Ces 3 F₂ ne sont pas incluses dans la figure 10.)

Dans les F₁, seuls sont représentés les 17 animaux qui ont été testés pour la mutation, 11 d'entre eux sont hétérozygotes.

En F₂ et F₃, seuls les pourcentages des embryons homozygotes sont indiqués; ils correspondent à ceux du tableau 1.

En conclusion, si on assume que la mutation est 100% pénétrante et qu'elle se transmet comme un facteur mendélien récessif, on peut alors supposer, en remontant les filiations, que la ♀ 20 était hétérozygote. La ♀ 00 étant sauvage, il est possible que la mutation ait été introduite par ses partenaires d'origine inconnue dans le cas des croisements représentés à gauche et à droite de la figure 10. Il n'en est pas de même pour le croisement du milieu (♀ 00 × ♂ 63) car ces 2 animaux étaient de type sauvage. Malgré ce croisement, nous ne pouvons pas encore supposer que cette mutation puisse être due à la transplantation nucléaire ou à la différenciation de l'endoderme, feuillet d'origine des noyaux transplantés.

RÉSUMÉ

« Bent tail » est une mutation létale récessive affectant les stades précoces du développement de *Xenopus laevis*. Elle est survenue dans nos croisements, son origine est inconnue. Cette mutation peut se manifester plus ou moins tôt dans le développement (3 à 5 jours) mais les caractéristiques principales du syndrome sont les mêmes pour tous les embryons homozygotes: formation d'œdèmes, retard généralisé du développement, dégénérescence (pycnose) du tube digestif, apparition d'hémorragies, flexion de la queue vers le haut. Les têtards meurent 3 à 4 jours après l'apparition du syndrome.

SUMMARY

“ Bent tail ” is a lethal recessive mutation affecting the early developmental stages of *Xenopus laevis*. The mutation is of unknown origin. The chief characteristics of the “ bent tail ” syndrome are the same for all the homozygous embryos, independant of its time of manifestation (3 to 4 days): formation of œdema, delay of development, degeneration of the digestive tube, hemorrhages and upwards bent tail. Death follows 3 to 4 days after the beginning of the syndrome.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à exprimer notre reconnaissance aux Professeurs Fischberg et Blackler d'avoir mis à notre disposition pour cette étude les animaux de transplantation et les documents relatifs aux premiers croisements effectués au sein de la F₁17.20. Nous les remercions également pour les détails et les précisions qu'ils nous ont donnés oralement au sujet de leurs premières observations.

BIBLIOGRAPHIE

- FISCHBERG, M., A. W. BLACKLER, V. UEHLINGER, J. REYNAUD, A. DROIN and J. STOCK.
1964. *Nucleo-cytoplasmic control of development*. Proc. 11th Intern.
Congr. Genet. III, 187-198. Pergamon, Oxford.
- NIEUWKOOP, P. D. and J. FABER. 1956. *Normal table of Xenopus laevis (Daudin)*. North
Holland Publ. Comp., Amsterdam.
-

N^o 38. **F. Römer.** — Einfluss von Temperatur und Alter auf die
Flugtonhöhe beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L.
(Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle)

Zoologisches Institut der Universität Bern,
Abteilung für Genetik und für Biologie der Wirbellosen.

Im Rahmen von Studien über das Schwärmen von *Chironomus plumosus* wurde in einer früheren Arbeit (RÖMER und ROSIN, 1969) die Bedeutung der Flugtöne untersucht. Einerseits ist die Flugtonhöhe im Labor fixiert fliegender Weibchen bestimmt worden, andererseits konnten schwärmende Männchen im Freien mit Lautsprechertönen, welche im Frequenzbereich der weiblichen Flugtöne liegen, angelockt werden. Es zeigte sich, dass sowohl die Flugtonhöhen der Weibchen als auch die für die Männchen attraktivsten Tönhöhen mit der Temperatur variieren und dass für beide die gleiche Temperaturabhängigkeit gilt. Die Flugtonhöhen der Weibchen stimmen aber nach diesen Befunden nicht mit den auf die Männchen maximal attraktiv wirkenden Tönhöhen überein, wie dies von den Stechmücken *Anopheles subpictus* und *Aedes aegypti* angegeben wird (TISCHNER, 1955; TUXEN, 1967). Sie liegen vielmehr um fast einen Ganztonschritt tiefer als diese (Abb. 3 links, *d* und *e*). Wir haben vermutet, dass bei unseren Versuchen die weiblichen Flugfrequenzen wegen der Labormethode zu tief ausgefallen sind und bei freiem Flug höher liegen würden.

Um Laboreffekte auszuschliessen, sind nun die Flugtöne frei im Schwarm fliegender Mücken aufgenommen und deren Grundfrequenzen (Tönhöhen) bestimmt worden.

Ausserdem wird die Variabilität der Flugtonhöhe untersucht. Diese könnte bedeutsam sein, weil wir in unserer früheren Arbeit gefunden haben (Vergl. dort Abb. 2a/c), dass einerseits die Männchen nur von Tönen innerhalb eines relativ engen Frequenzbereiches angelockt werden, dass aber andererseits die Tönhöhen im Labor fliegender Weibchen in einem grösseren Frequenzintervall variieren.

Würde letzteres auch bei freifliegenden Weibchen zutreffen, könnte man schliessen, dass ein Teil der Weibchen von den Männchen nicht gehört wird, weil ihr Flugton ausserhalb der als Hörbreite interpretierten Reaktionsbreite der Männchen liegt. Damit wäre die Beobachtung erklärbar, dass sich Weibchen sehr lange im Schwarm aufhalten können und trotz naher Männchen nicht zur Paarung von diesen angefliegen werden.

Die für die Einleitung einer Kopulation offenbar wichtige Flugtonhöhe ist wahrscheinlich von mehreren Faktoren abhängig. In der vorliegenden Arbeit sollen vor allem die Bedeutung von Temperatur und Alter zur Sprache kommen.

Herrn Prof. S. Rosin, Zoologisches Institut der Universität Bern, möchte ich für die Überlassung des Themas, für die vielen Anregungen und für seine unentbehrliche Beratung und Mithilfe bei der statistischen Bearbeitung des Zahlenmaterials meinen besten Dank aussprechen. Der Leitung des Forschungslaboratoriums der Generaldirektion der PTT und insbesondere den Herren G. Werner und H. Kohler danke ich für die Überprüfung verschiedener Apparate. Herrn B. Wälti, Physikalisches Institut der Universität Bern, danke ich für seine wertvollen Angaben von Bezugsquellen und Herrn W. Sägesser, Steinisweg, für die Erlaubnis, mitten im angebauten Feld regelmässig Beobachtungsstationen einrichten zu können.

MATERIAL UND METHODE

Flugtonaufnahmen im Freiland

Der Flugton von *Chironomus plumosus* hat nur geringe Schallstärke. Brauchbare Bandaufnahmen können erhalten werden, wenn die Mücken nahe an einem empfindlichen Mikrophon vorbeifliegen. Weil sie wie andere Arten über optisch wirksamen Bodenmarken schwärmen (DOWNES, 1958; SYRJÄMÄKI, 1964 und 1966; FISCHER, 1969; KOSKINEN, 1969; RÖMER und ROSIN, 1969), ist es gelungen, den Schwarm in die nächste Umgebung des etwa 2.5 m über dem Boden aufgestellten Mikrophons zu bringen.

Die Flugtöne sind alle auf einer nur südwestwärts gegen den Wohlensee bei Bern hin offenen Waldlichtung aufgenommen worden. Über diesem relativ ruhig gelegenen Landstück bilden sich die Schwärme Jahr für Jahr immer über den gleichen Bodenstellen, insbesondere auch über der auffälligen Versuchsanordnung. Die auf kleiner Fläche aufgestellten Instrumente wirken sich also nicht störend aus sondern begünstigen vielmehr die Bildung eines Schwarms. Wenn sich dieser aus nicht genau bekannten Gründen mit der Zeit schräg über das Mikrophon verschiebt, kann seine Position mit Hilfe zusätzlicher Bodenmarken, z. B. einem weissen Tuch, zum Mikrophon hin korrigiert werden. Die Distanz zwischen fliegender Mücke und Mikrophon muss möglichst klein sein, weil Störgeräusche durch Kuhglocken, Schiffsmotoren, Flugzeuge usw. auch auf weite Distanz noch sehr laut sind im Vergleich zum Flugton einer einzelnen Mücke in nächster Nähe. Für brauchbare Mikrophonaufnahmen im Freien müssen die Tiere etwa 3 cm von der Mikrophonmembran entfernt durchfliegen.

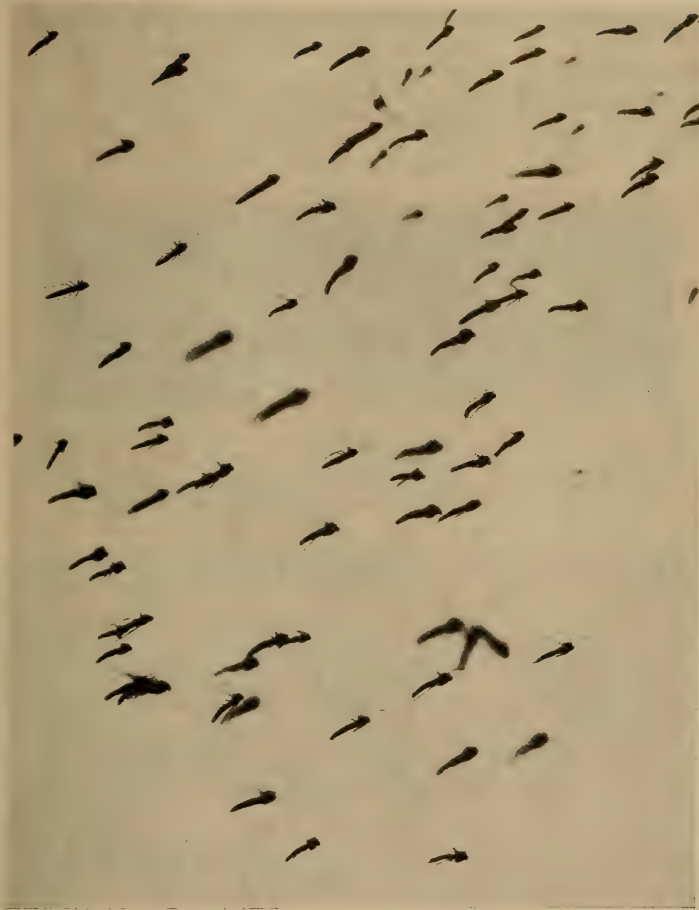


ABB. 1.

Ausschnitt aus einem reinen Weibchenschwarm. Die etwa ein cm grossen Tiere schwärmen über einer optischen Marke und haben sich grösstenteils gegen den Wind gerichtet.

Für die Aufnahmen dienten folgende Geräte: Sennheiser Transistor-Kondensatormikrophon MKH 104, Übertragungsbereich 20—20 000 Hz; UHER Report 4000-L-Tonbandgerät, Aufnahmebereich 40—20 000 Hz, Gleichlauf $\pm 0.15\%$ bei 19 cm/sec.

Die fliegende Mücke erzeugt eine periodische Luftschwingung, welche wir als Flugton empfinden. Flugtöne und künstliche Locktöne, wie sie den Männchen vorgespielt worden sind (Vergl. RÖMER und ROSIN, 1969, S. 736) unterscheiden sich im Klang. Dieser hat nach bisherigen Beobachtungen jedoch keinen Einfluss auf das Verhalten der Männchen. Wesentlich ist die Grundfrequenz des Tonklangs, die Tonhöhe. Diese Grundfrequenz der auf Band aufgenommenen Flugtöne wurde durch Vergleich

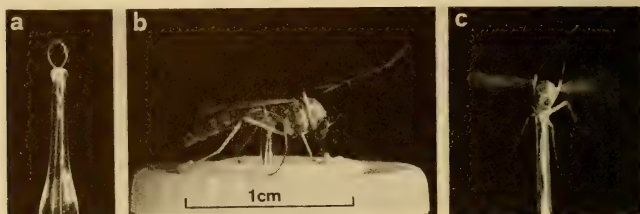


ABB. 2.

- a) Fixierkapillare mit eingezogener Kupferdrahtschlinge.
- b) Fixiertes Weibchen (*Chironomus nuditarsis*), auf der Unterlage sitzend.
- c) Das Weibchen ist von der Unterlage abgehoben worden und fliegt.

an einem Ultron SRG-22-Generator (geeicht mit Hewlett hp Packard Electronic Counter, USA) bestimmt. Dazu genügt eine Momentaufnahme von einem Bruchteil einer Sekunde Dauer.

Vom 17.7 bis am 12.10.69 sind an 27 Beobachtungsabenden während der ganzen Dauer des Schwärmens zur Zeit der Abenddämmerung von den erschwärmenden Mücken an bis zum wieder Verschwinden der letzten periodisch gegen 4 000 Flugtöne auf Band aufgenommen worden, bei ebenfalls periodischer Messung der Lufttemperatur, der relativen Luftfeuchtigkeit, der Lichtintensität und der Zeit; die Lufttemperatur nimmt im Laufe der abendlichen Schwarmzeit ab. Die Geschlechter können besonders an den unterschiedlichen Antennen auf einige Meter Entfernung zuverlässig erkannt werden. Etwa 100 Weibchen sind nach der Flugtonaufnahme zur weiteren Untersuchung eingefangen worden.

Die Zahl der registrierten Flugtöne pro Aufnahmeperiode kann ebenfalls (Vergl. RÖMER und ROSIN, 1969, S. 736) als Mass für die momentane Schwarmgrösse gelten. Weil die Geschlechter aufgrund ihrer Flugtonhöhe unterschieden werden können (Abb. 3), ist zusätzlich die Möglichkeit gegeben, das jeweilige prozentuale Geschlechterverhältnis in Bodennähe zu bestimmen und zwar ohne das Schwärmen durch Netzfänge zu beeinträchtigen.

Flugtonaufnahmen im Labor

Die Mücken werden in Narkose über einer abgestumpften Glaskapillare vorne am Abdomen mit einer weichen, zuzieharen Kupferdrahtschlinge befestigt

(Abb. 2). Die so fixierten Mücken können dann bei ausgewählten klimatischen Bedingungen durch Abheben von der Unterlage fliegen gelassen werden und bleiben während der ganzen Prozedur völlig unverletzt.

DIE FLUGTONHÖHE SCHWÄRMENDER MÄNNCHEN UND WEIBCHEN UND DEREN VARIABILITÄT

Zur Beschreibung der Tonhöhenunterschiede ist neben der Angabe von Frequenzdifferenzen in Hertz auch das logarithmische System der Tonintervalle verwendet worden. Dabei zeigt sich, dass das Verhältnis der Flugfrequenzen von beiden Geschlechtern weitgehend temperaturunabhängig ist im Gegensatz zu ihrer Differenz.

Der Unterschied in der Flugtonhöhe von Männchen und Weibchen (Abb. 3 links, *a* und *c*) beträgt für die Mittelwerte über den ganzen Temperaturbereich etwas weniger als eine Oktave ($\nu_{\text{♂}} \sim 1.9\nu_{\text{♀}}$). Dies lässt sich für die einzelne Temperaturstufe mit dem Kopfhörer auch im Freien zeitweise feststellen, wenn der ständige Summen sehr vieler Männchen, als Mittelwert genommen, direkt mit den Flugtonhöhen von einzelnen, nahe am Mikrophon vorbeifliegenden Weibchen verglichen werden kann. Diese weiblichen Flugtöne liegen oft in der Mehrzahl über der unteren Oktave des Männchenschwarmtons.

Es hat sich bestätigt, dass die Flugtöne der Männchen weit über dem Frequenzbereich mit Lockwirkung für die Männchen liegen (Abb. 3 *a*, *b*, *d*). Der Flugton der Männchen liegt bei entsprechenden Temperaturen merkwürdigerweise etwas weniger als eine Oktave über der biologisch offenbar wichtigen Flugtonhöhe der Weibchen und etwas mehr als eine Oktave über der attraktivsten Tonhöhe für die Männchen; in Abbildung 3 liegt die untere Oktave des männlichen Flugtons also zwischen *c* und *d*. Möglicherweise kommt dem männlichen Flugton bei der Kopulation dennoch eine Bedeutung zu (RÖMER und ROSIN, 1969, S. 739). Diese Vermutung ist erwähnenswert, weil es gelungen ist, die Flugtöne eines Weibchens und eines zur Kopulation heranziehenden Männchens auf Band aufzunehmen. Es konnte festgestellt werden, dass sich die Flugtonhöhen des Paares kurz vor der Kopulation, als das Männchen gleichgerichtet sehr nahe über dem Weibchen schwebte, auf eine Oktave angingen. Man kommt in Versuchung, dies nicht einfach als einzelne, zufällige Übereinstimmung zu betrachten, sondern als Voraussetzung für eine erfolgreiche Kopulation, weil damit eine Schwebung oder ein Resonanzeffekt verbunden sein könnte.

Die Männchen haben jedenfalls die Möglichkeit, die Schlagfrequenz ihrer Flügel beträchtlich zu variieren. Das Fliegen der Männchen unterscheidet sich von dem der Weibchen durch ein beachtliches Beschleunigungsvermögen. Wenn die Tiere ruckartig nach vorn schnellen, erhöht sich ihr Flugton und sinkt wieder ab, bis die Tiere an Ort schweben. Bisher konnten nie rasche Änderungen der Flugtonhöhe bei den Weibchen festgestellt werden; sie beschleunigen ihren Flug beim Schwärmen nicht so rasch wie die Männchen es können.

In Abbildung 3 rechts sind zur Illustration der temperaturunabhängigen Variabilität die Häufigkeitsverteilungen der Frequenzen von Männchen und

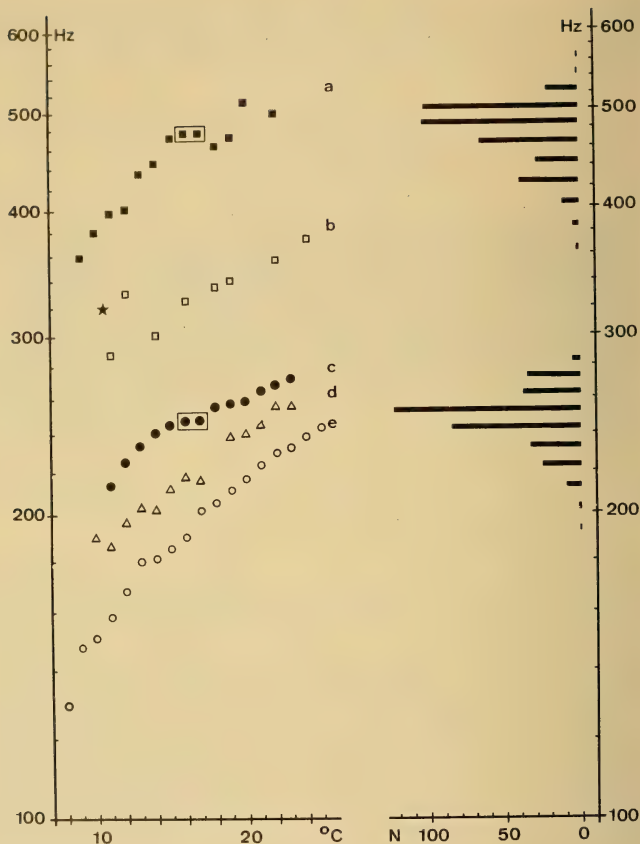


ABB. 3.

Links: Durchschnittliche Flugtonhöhen in Abhängigkeit von der Lufttemperatur (Vergl. auch Tab. 1).

a) Ausgefüllte Vierecke: Freifliegende Männchen (1969). b) Leere Vierecke: Fixiert fliegende Männchen (1967)¹. c) Ausgefüllte Kreise: Freifliegende Weibchen (1969). d) Leere Dreiecke: Attraktivste Tonfrequenzen für die Männchen (1967/68)¹. e) Leere Kreise: Fixiert fliegende Weibchen (1967)¹. Stern: Freifliegender Intersex (1969), Einzelbeobachtung (Vergl. Text).

Im Rechteck: Mittelwerte für 16° C und 17° C.

Rechts: Häufigkeitsverteilung der Flugtonhöhen bei Lufttemperaturen von 16° C—17° C (oben 377 ♂, unten 357 ♀).

¹ Aus Römer und Rosin (1969).

Weibchen bei 16°-17° C dargestellt. Die Streuung ist beträchtlich, doch grenzt eine breite Lücke die Flugfrequenzbereiche beider Geschlechter gegeneinander ab, was für alle Temperaturen der Fall ist.

Eine zufällige Einzelbeobachtung sei hier erwähnt: Die Flugtonaufnahmen wurden jeweils mit dem Kopfhörer kontrolliert. Am 10.10.69, gegen Ende der abendlichen Schwarmperiode, fiel mir plötzlich auf, dass bei 10° C (Abb. 3 links, Stern) ein Tier in Bezug auf die Tonhöhe aus der Reihe tanzte. Auf den ersten Blick schien es sich um ein kleines, mit extrem hohem Flugton schwärmendes Weibchen zu handeln. Weil mir das sonderbar vorkam, fing ich es ein. Es handelte sich um einen Intersex mit weiblichen Fühlern und männlichem Abdomen. Bei dem eingefangenen Intersex-Typ wird es vermutlich aber nie zu einem Kopulationsversuch kommen können, weil seine weiblichen Antennen wohl kaum zum akustischen Aufspüren der Weibchen verwendbar sind. Die Weibchen von *Chironomus plumosus* lassen sich nicht mit Tönen anlocken (RÖMER und ROSIN, 1969, S. 737).

Beachtenswert ist die im benutzten logarithmischen System sich ergebende sehr ähnliche Streuung der Frequenzen für beide Geschlechter. Bei den Männchen wie bei den Weibchen umspannen die Flugtöne etwa eine Quint.

Die gleiche Streuung ergab sich bei den Weibchen auch bei ungeschichtetem Material, wenn zu Beginn der abendlichen Schwarmperiode innert kurzer Zeit viele Weibchenflugtöne aufgenommen werden konnten. Ob sich die Streuung der weiblichen Flugfrequenzen während einer Schwarmperiode oder im Laufe der Jahreszeit ändert, ist noch zu prüfen. Ebenfalls noch nicht genau bekannt ist das Verhalten der beiden Geschlechter nach der Kopulation.

DIE FLUGFREQUENZ DER SCHWÄRMENDEN MÜCKEN IN ABHÄNGIGKEIT VON DER LUFTTEMPERATUR

Wie aus Tabelle 1 und Abbildung 3 ersichtlich ist, steigt die durchschnittliche Flugfrequenz freifliegender Weibchen von 214 Hz bei 11° C auf 272 Hz bei 23° C, diejenige der Männchen von 360 Hz bei 9° C auf 497 Hz bei 22° C. Der Regressionskoeffizient im Bereich von 14° C bis 21° C beträgt fast 3 Hertz pro Grad Celsius (2.87 Hz/° C) bei den Weibchen.

Wahrscheinlich handelt es sich um eine lineare Abhängigkeit (Vergl. auch RÖMER und ROSIN, 1969; Abb. c, d). Die Mittelwerte zeigen in ihrem Verlauf Unregelmäßigkeiten. Diese sind wohl auf die Schichtung des Materials zurückführen. Die nach den Lufttemperaturen bei der Flugtonaufnahme geordneten Frequenzwerte stammen von ganz verschiedenen Tagen. Die Werte einzelner Temperaturstufen sind z.T. nur an wenigen Tagen gemessen worden, die sich bei gleichen Temperaturverhältnissen in anderen klimatischen Faktoren unterscheiden können. Dazu wurden die tiefen Temperaturen vor allem im Frühjahr und Herbst gemessen. Im weiteren ist mehr als eine Generation erfasst worden, sowohl die im Frühjahr mit relativ grossen Imagines aus den überwinternden Larven, als auch mindestens eine Sommergeneration. Vielleicht haben teilweise auch Schlechtwetterperioden die Alterszusammensetzung der schwärmenden Tiere verändert.

TABELLE 1.

Durchschnittliche Flugtonhöhen (ν) der schwärmenden Männchen und Weibchen in Abhängigkeit von der Lufttemperatur.

Temp. C.	Freilandaufnahmen 1969				Laboraufnahmen 1967			
	N ♀	$\bar{\nu}$ ♀	N ♂	$\bar{\nu}$ ♂	N ♀	$\bar{\nu}$ ♀	N ♂	$\bar{\nu}$ ♂
8	—	—	—	—	2	130 Hz	—	—
9	—	—	43	360 Hz	4	148	—	—
10	—	—	58	382	6	151	—	—
11	5	214 Hz	163	399	15	158	2	288 Hz
12	10	225	285	401	26	168	2	330
13	37	234	397	436	27	180	—	—
14	65	241	401	444	30	181	2	300
15	113	245	266	470	34	185	—	—
16	241	247	309	476	34	190	2	325
17	116	248	68	477	21	202	—	—
18	341	256	65	462	35	205	2	335
19	126	257	14	471	30	211	2	345
20	361	257	32	511	39	217	—	—
21	169	264	3	523	36	223	—	—
22	95	268	33	497	40	230	2	355
23	40	272	—	—	23	231	—	—
24	—	—	—	—	28	238	2	375
25	—	—	—	—	30	244	—	—

DIE FLUGTONHÖHE DER WEIBCHEN IN ABHÄNGIGKEIT VOM PHYSIOLOGISCHEN ALTER

Relativ isoliert fliegende Weibchen konnten direkt nach der Aufnahme des Flugtons zur genaueren Untersuchung eingefangen werden. Es war damit möglich, zu den Flugfrequenzen Angaben über Kopulation, Alter und Grösse zu erhalten:

Die Sektion der Receptacula seminis zeigte, dass keines der 81 Weibchen eine erfolgreiche Kopulation hinter sich hatte.

Die Ovarien dienten zur Bestimmung des physiologischen Alters. Die Angaben von FISCHER (1969) für die sehr nahe verwandte Art *Chironomus nuditarsis* konnten hier beigezogen werden; 35—40 Stunden nach der Imaginalhäutung ist die Längenzunahme der ersten Eikammer fast sprunghaft. Diese kurze Streckphase eignet sich zur Abrenzung von zwei Altersstufen. Die gewählte Altersstufe 1

bezeichnet Tiere vor, Altersstufe 2 solche nach dieser Streckphase. Die Altersbestimmung erfolgte noch am Abend des Einfangs.

Als Mass für die Körpergrösse diente die Flügellänge.

Neben der Flugfrequenz und der Temperatur, die beim Einfang der Tiere stets zwischen 14° und 20° C, meist bei 18° C lag, ist also für jedes dieser 81 Weibchen die Altersstufe und die Körpergrösse bekannt. Da der Einfluss der Tem-

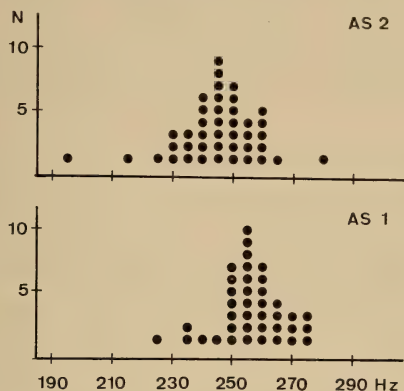


ABB. 4.

Die Flugtonhöhe der Weibchen in Abhängigkeit vom physiologischen Alter (bei 18° C).

AS 1: Häufigkeitsverteilung der Flugfrequenzen von 39 ♀ der Altersstufe 1.

AS 2: Häufigkeitsverteilung der Flugfrequenzen von 42 ♀ der Altersstufe 2.

peratur auf die Flugtonhöhe am viel grösseren gesamten Zahlenmaterial genauer bestimmt werden kann, ist dieses dafür benützt worden, um den Temperatureffekt auszuschalten. Dies ist umso berechtigter, als die eingefangenen Weibchen von den gleichen Tagen stammen, an denen auch die Flugtonaufnahmen im Freien gemacht worden sind. Für den Bereich von 14° C-21° C hat sich, wie schon erwähnt, ein Regressionskoeffizient von 2.87 Hertz pro Grad Celsius ergeben. Die Frequenzen der 81 Weibchen sind mit dieser Grösse auf eine Temperatur von 18° C korrigiert worden.

Die so korrigierten Flugtonhöhen der beiden Altersklassen sind in Abbildung 4 dargestellt. Der Flugton der älteren Tiere liegt durchschnittlich 11 Hertz tiefer als derjenige der jüngeren. Der Einfluss des Alters ist mit $p < 0.1\%$ hoch gesichert.

ANDERE FAKTOREN, WELCHE DIE FLUGTONHÖHE DER WEIBCHEN BEEINFLUSSEN KÖNNTEN

Der allfällige Einfluss der Flügellänge auf die Flugfrequenz ist zusammen mit dem Einfluss des Alters durch die Berechnung der mehrfachen linearen Regression und der entsprechenden Streuungszerlegung untersucht worden (LINDER, 1960, S. 185). Eine Zunahme der Flügellänge um 10% (0.6 mm) hat unter Ausschaltung der Altersabhängigkeit eine durchschnittliche Abnahme der Flugtonhöhe um 6 Hertz zur Folge. Der Einfluss der Flügellänge auf die Flugfrequenz ist jedoch statistisch nicht gesichert. Die Flügellänge gilt als Mass für die Körpergrösse; somit spielt die nach FISCHER und ROSIN (1967) von der Temperatur und vom Nahrungsangebot während der Larvalzeit stark abhängige Grösse der Imagines in diesem Zusammenhang offenbar keine wesentliche Rolle.

Die Prüfung des Einflusses mitschwärmender Mücken ist mit praktischen Schwierigkeiten verbunden. Ein Einfangen der Weibchen nach der Flugtonaufnahme zur weiteren Untersuchung wäre hierzu unumgänglich; bei dichtem Schwarm ist dies jedoch ohne Verwechslung beinahe unmöglich. Der Vergleich der Flugfrequenzen von 10 allein fliegenden mit 11 in sehr kleinem Weibchenschwarm fliegenden Tieren hat unter Berücksichtigung der Temperaturabhängigkeit gezeigt, dass kein Einfluss der mitfliegenden Weibchen auf die Flugfrequenz feststellbar ist.

Um den Einfluss von allfälligem Gegenwind zu prüfen, sind zwei Weibchen im Labor einer starken Luftströmung ausgesetzt worden. Dabei hat sich ihre Flugfrequenz um ca 15 Hz deutlich erhöht. Doch können Laborbefunde bei fixiertem Flug nicht ohne weiteres auf die Verhältnisse beim freien Flug übertragen werden (NACHTIGALL, 1966), wie auch der folgende Versuch zeigt:

Bei 18 Weibchen wurden die Flugtöne zuerst im Freien und anschliessend bei möglichst angeglichenen Bedingungen im Labor aufgenommen. Die Flugtonhöhen fallen im Labor ausnahmslos tiefer aus als beim Schwärmen im Freien und zwar um durchschnittlich 43 Hz, d.h. um etwa zwei Ganztonschritte. Ein Laboreffekt ist also sicher vorhanden. Die Vertiefung des Flugtons kann nicht auf die geringe Alterszunahme vom Einfangen bis zum Laborversuch zurückgeführt werden. Vielleicht könnte aber der Umstand eine Rolle spielen, dass das Gewicht der Tiere auf der Fixierkapillare ruht. Eine auf Gewichtsabnahme zurückführbare Flugfrequenzverminderung ist für den Bienenwolf *Philantus triangulum* nachgewiesen (Tonbandaufnahme J. FORSTER). Wenn er die eingebrachte Biene fallen lässt, sinkt die Flugfrequenz deutlich ab. Ein weiterer, in gleichem Sinn wirkender Laboreffekt wird durch den ortsfesten Flug bedingt: Die oben beschriebene frequenzerhöhende Wirkung eines Gegenwindes erklärt die Vertiefung des Flugtons beim ortsfesten Fliegen ohne Gegenwind, weil in letzterem Fall die relativ zum frei fliegenden Tier vorhandene Luftströmung von vorn wegfällt.

Eine zusätzliche Frequenzerhöhung könnte sich bei leichtem Wind ergeben. Bei Wind richten sich die schwärmenden Weibchen gegen diesen (Abb. 1), wobei sie je nach Windstärke zur Kompensation der Abdrift von der Bodenmarke ruckweise nach vorn fliegen. Ein entsprechendes Verhalten beschreibt FISCHER (1969) bei bewegter Bodenmarke für Männchen: „Mit zunehmender Geschwindigkeit“ — eines als Bodenmarke dienenden Autos — „geht der charakteristische Zickzackflug in einen geradlinigen Formationsflug über“. Es handelt sich in diesen Fällen aber nicht mehr um den für das Schwärmen typischen seitlichen Zickzackflug hin und her und bei starkem Wind ist ein Schwärmen wegen Windverfrachtung ohnehin nicht mehr möglich.

DISKUSSION

Die gleichartige Temperaturabhängigkeit der weiblichen Flugtonhöhen und der attraktivsten Tonhöhen für die Männchen (Abb. 3c/d) spricht übereinstimmend mit früheren Befunden (d/e) für die Auffassung, dass die Grundfrequenz des weiblichen Flugtons die Männchen zur Kopulation anlockt. Ueberraschenderweise stimmen aber die weiblichen Flugtonhöhen (c) mit den attraktivsten Tonhöhen für die schwärmenden Männchen (d) nicht genau überein, sondern liegen etwa einen Ganztonschritt (19 Hz) über diesen. Es stellt sich die Frage, ob irgendwelche Umstände zur Angleichung der beiden Frequenzen führen könnten.

Wie gezeigt werden konnte, nimmt die Flugtonhöhe des Weibchens mit zunehmendem physiologischen Alter ab. Es könnte sein, dass die Weibchen so lange, vielleicht sogar auch während mehrerer Tage, immer wieder schwärmen, bis ihr Flugton mit zunehmendem Alter einmal zur tiefer gelegenen attraktivsten Tonhöhe für die Männchen abgesunken ist, sodass sie zur Kopulation von diesen bevorzugt angefliegen werden und danach sofort wegfliegen. Nach dieser Ueberlegung könnte das nicht Uebereinstimmen der beiden Tonhöhen (Abb. 3c/d) folgendermassen erklärt werden: Es könnte im Schwarm mindestens zeitweise zu einer Anhäufung von jungen, d.h. mit noch zu hoher Flugfrequenz fliegenden Weibchen kommen, die einfach warten müssen, bis sie das frequenzgünstigste Alter und damit vielleicht auch das für eine erfolgreiche Kopulation physiologisch günstigste Alter erreicht haben. Für diese Hypothese spricht die schon eingangs erwähnte Beobachtung, dass Weibchen lange schwärmen, ohne dass nahe Männchen sich mit ihnen paaren.

Möglicherweise sinkt die Flugfrequenz aber auch bei länger andauerndem Flug gleichentags relativ rasch ab. Der Vergleich der Häufigkeitsverteilung von N♀ und N♂ in Tabelle 1 (Freilandaufnahmen 1969) zeigt, dass die Weibchen bei höheren Temperaturen, also etwas früher schwärmen als die Männchen. Die mindestens zeitweise lange vor den Männchen schwärmenden Weibchen (RÖMER und ROSIN, 1969, S. 737) könnten relativ rasch „ermüden“ d.h. ihre Flugfrequenz vermindern, sodass ihre Flugtonhöhe bald in den Bereich der attraktivsten Tonhöhe für die Männchen kommt. Diese Möglichkeit schliesst die obige Hypothese, nach der während der abendlichen Schwarmzeit zuerst die älteren Weibchen zur Kopulation kommen, nicht aus.

Es stellt sich die Frage, ob während des Schwärmens infolge der Nichtübereinstimmung der weiblichen Flugtonhöhen mit den attraktivsten Tonfrequenzen für die Männchen mindestens zeitweise eine Paarungsselektion stattfindet. Der Vergleich der Häufigkeitsverteilung der weiblichen Flugtonhöhen mit den attraktivsten Tonfrequenzen für die Männchen bei 16°-17° C gemäss Abbildung 3 rechts und d links zeigt nämlich, dass nur wenige weibliche Flugfrequenzen mit den entsprechenden attraktivsten Tonfrequenzen für die Männchen übereinstimmen.

Zur Abklärung dieser Frage muss das Frequenzintervall mit Lockwirkung für schwärmende Männchen (RÖMER und ROSIN, 1969; Abb. 2a) mit der Lage und Streuung der Flugtonhöhen gleichzeitig fliegender Weibchen während einer ganzen abendlichen Schwarmzeit verglichen werden, wobei auch dem Alter der vorhandenen Weibchen und ihrem Verhalten nach der Kopulation Beachtung geschenkt werden muss.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Die Flugtöne schwärmender Männchen und Weibchen von *Chironomus plumosus* sind im Freiland auf Tonband aufgenommen worden.

2. Die durchschnittliche Frequenz des Grundtons (Flugtonhöhe) ist temperaturabhängig. Die Flugtonhöhe der Männchen steigt von 360 Hertz bei 9° C auf 497 Hz bei 22° C, diejenige der Weibchen von 214 Hz bei 11° C auf 272 Hz bei 23° C. Im Bereich von 14°-21° C steigt sie bei den Weibchen durchschnittlich um 2.87 Hz pro Grad Celsius. Die gleiche Temperaturabhängigkeit gilt für die Tonhöhe mit maximaler Lockwirkung auf die schwärmenden Männchen.

3. Der Flugton der Weibchen liegt im Mittel 19 Hz (etwa einen Ganztonschritt) über dem Lockton mit maximal anziehender Wirkung auf die Männchen; mit zunehmendem Alter sinkt die Tonhöhe ab.

4. Der Männchenflugton liegt etwa eine Oktave über den Flugtonhöhen der Weibchen.

5. Die Flugtonhöhe im Labor fixiert fliegender Mücken ist durchschnittlich 43 Hz (etwa zwei Ganztonschritte) tiefer als bei freiem Flug.

6. Die mögliche Bedeutung der erwähnten Frequenzunterschiede wird diskutiert.

RÉSUMÉ

1. Les sons produits par des mâles et femelles de *Chironomus plumosus* volant en essaims ont été enregistrés en plein air sur bande magnétique.

2. La fréquence moyenne du son général (hauteur du son produit par le vol) dépend de la température. Elle passe chez les mâles de 360 Hertz, pour une température de 9° C, à 497 Hz, pour une température de 22° C; chez les femelles, elle passe de 214 Hz (11° C) à 272 Hz (23° C). Entre 14° C et 21° C, elle augmente, chez les femelles, en moyenne de 2.87 Hz par degré Celsius. La fréquence qui exerce la plus forte attraction sur les mâles volant en essaim dépend également de la température.

3. L'écart entre le son des femelles en vol et celui qui est le plus fortement attractif pour les mâles est en moyenne 19 Hz (environ un ton entier), le premier étant supérieur au second. Le son baisse avec l'âge de l'insecte.

4. Le son produit par le vol des mâles est d'environ une octave plus haut que celui des femelles.

5. La fréquence du son des moustiques volant fixés en laboratoire est en moyenne 43 Hz (environ deux tons) plus basse qu'en vol libre.

6. Les conclusions tirées des différences de fréquences susmentionnées font l'objet de discussions.

SUMMARY

1. The sounds of swarming male and female *Chironomus plumosus* were taped in the wild.

2. The average frequency of the basic tone (pitch of the flight tone) is temperature-dependent. The pitch of the male flight tone rises from 360 Hertz at 9° C to 497 Hz at 22° C; that of females from 214 Hz at 11° C to 272 Hz at 23° C. Between 14°-21° C the mean rise of the female pitch is 2.87 Hz per degree. The same temperature dependence is found for the pitches having maximum attractivity for swarming males.

3. The mean pitch of the flight tone of females is 19 Hz (about one tone step) above the tone having maximum attractivity for males. With increasing age it becomes lower.

4. The male flight tone is about one octave above that of females.

5. The mean pitch of the flight tone of midges flying in fixed position in the laboratory is 43 Hz (about two tone steps) lower than that of free flying midges at the same temperature.

6. The possible significance of the above differences in frequency is discussed.

LITERATUR

- DOWNES, J. A. 1958. *Assembly and mating in the biting Nematocera*. Proc. 10th internat. Congr. Entomol. 2: 425-434.
- FISCHER, J. 1969. *Zur Fortpflanzungsbiologie von Chironomus nuditarsis Str.* Rev. suisse Zool. 76: 23-55.
- und S. ROSIN. 1967. *Bastarde zwischen Chironomus plumosus L. und Chironomus nuditarsis Str.* Arch. Julius Klaus-Stift. 42: 30-42.
- FORSTER, J. 1969. Persönliche Mitteilung.
- KEPPLER, E. 1958. *Zum Hören von Stechmücken*. Z. Naturf. 13b: 285-286.

- KOSKINEN, R. 1969. *Observations on the swarming of Chironomus salinarius Kieff. (Diptera, Chironomidae)*. Ann. Zool. Fennici 6: 145-149.
- LINDER, A. 1960. *Statistische Methoden für Naturwissenschaftler, Mediziner und Ingenieure*. Birkhäuser, Basel.
- NACHTIGALL, W. 1966. *Die Kinematik der Schlagflügelbewegungen von Dipteren. Methodische und analytische Grundlagen zur Biophysik des Insektenflugs*. Z. vergl. Physiol. 50: 149-211.
- RÖMER, F. und S. ROSIN. 1969. *Untersuchungen über die Bedeutung der Flugtöne beim Schwärmen von Chironomus plumosus L.* Rev. suisse Zool. 76: 734-740.
- SOTAVALTA, O. 1947. *The flight-tone (wing-stroke frequency) of insects*. Acta ent. fenn. 4-5: 5-117.
- SYRJÄMÄKI, J. 1964. *Swarming and mating behaviour of Allochironomus crassiforceps Kieff. (Dipt., Chironomidae)*. Ann. Zool. fenn. 1: 125-145.
- 1966. *Dusk swarming of Chironomus pseudothummi Strenzke (Dipt., Chironomidae)*. Ann. Zool. fenn. 3: 20-28.
- TISCHNER, H. 1955. *Gehörsinn und Fluggeräusch bei Stechmücken*. Umschau, Heft 12: 368-370.
- TUXEN, S. L. 1967. *Insektenstimmen*. Verständliche Wissenschaften, Springer, Berlin.

Nº 39. B. Lanzrein und M. Lüscher. — Experimentelle Untersuchungen über die Degeneration der Prothorakaldrüsen nach der Adulthäutung bei der Schabe *Nauphoeta cinerea*.¹
(Mit 4 Textabbildungen)

Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut der Universität Bern.

Die Prothorakaldrüsen (Pdr.) sind vom neuroendokrinen Komplex des Kopfes (Gehirn mit Corpora cardiaca und Corpora allata) morphologisch unabhängige endokrine Organe, die das Häutungshormon Ecdyson produzieren. Bei *Nauphoeta* bilden sie paarige, sich überkreuzende und quer verbundene Bänder, die zwischen Darm und Bauchmark liegen (Abb. 1). Jedes Band besteht aus einem Muskel, der von Drüsengewebe umgeben ist, das während des Larvenlebens wächst und kurz vor der Adulthäutung seine grösste Ausdehnung erreicht. Nach der Adulthäutung degeneriert es, bis nach 12 Tagen fast nur noch das schmale Muskelband übrig bleibt (Abb. 2). Pdr., deren Breite kleiner als 145 μ ist, werden als degeneriert betrachtet. Nach WIGGLESWORTH (1955) wird bei *Rhodnius* die Degeneration der Pdr. nach der Adulthäutung dadurch bewirkt, dass die Drüsen zur Zeit der Adulthäutung irgendeinen humoralen Stimulus erhalten;

¹ Durchgeführt mit Hilfe des Forschungskredites No. 5384.3 des Schweiz. Nationalfonds.

wenn sie diesem einmal ausgesetzt worden sind, kommt es zu einer Degeneration. Der Stimulus ist nur wirksam bei einer Häutung in Abwesenheit von Juvenilhormon. Wir haben nun versucht, die für die Degeneration wesentlichen Faktoren durch Dekapitations-, Injektions- und Transplantationsexperimente zu ermitteln.

Als Mass für die Degeneration wurde die Breite der Pdr. gewählt. Die Drüsen wurden unter Ringerlösung seziiert, in eine Zählkammer von 0,025 mm Tiefe

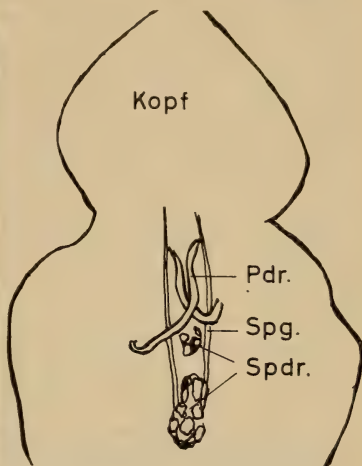


ABB. 1.

Prothorakaldrüsen einer 13 tägigen Nympe, mit Methylenblau gefärbt.
Pdr. = Prothorakaldrüsen, Spg. = Speichelgänge, Spdr. = Speicheldrüsen.

gebracht und mit Hilfe von Mikroskop und Zeichenapparat gezeichnet. Auf der Zeichnung wurde an 5 verschiedenen Stellen der Drüse die Breite gemessen und daraus der Mittelwert bestimmt. Da wir die implantierten Organe in den Abdomina der Wirtstiere wieder auffinden mussten, auch wenn sie degeneriert waren, befestigten wir jeweils an einem Drüsenende ein Haarschläufchen.

Durch Dekapitation 1—9 Tage vor oder unmittelbar nach der Adulthäutung wurde die Degeneration der Pdr. nach der Adulthäutung nicht wesentlich beeinflusst.

Durch Injektion von Farnesylmethylester, einem Juvenilhormonanalogen, wurde eine Degeneration nach der Adult- oder Adultoidhäutung nur dann ver-

hindert, wenn mindestens 12 Tage vor der Häutung injiziert wurde und die Tiere nach der Häutung vor allem larvale Eigenschaften aufwiesen.

Anhand von Transplantationsexperimenten wurde untersucht, ob das Ereignis der Adulthäutung für die Degeneration entscheidend sei (Abb. 3). Um zu prüfen, ob Pdr., die eine Adulthäutung mitgemacht haben, in jedem Milieu degenerieren, wurden als Spendertiere frisch gehäutete adulte Weibchen verwendet. Ihre Pdr. wurden einerseits als Kontrolle in frisch gehäutete adulte Weibchen (B) und andererseits in 12—13 tägige Nymphen (C) transplantiert.

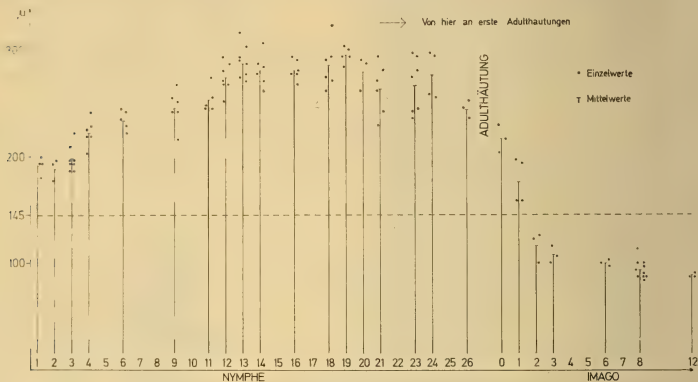


ABB. 2.

Veränderung der Prothorakaldrüsenbreite während des Nymphenstadiums und während 12 Tagen nach der Adulthäutung. Ordinate: Prothorakaldrüsenbreite. Abszisse: Alter der Tiere in Tagen.

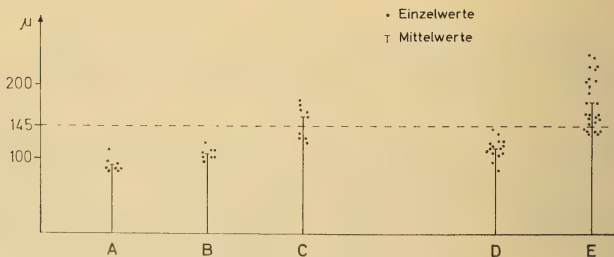


ABB. 3.

Bedeutung der Adulthäutung für die Degeneration der Prothorakaldrüsen. Ordinate: Prothorakaldrüsenbreite. A- eigene Pdr der frisch gehäuteten adulten Weibchen. B- Spender und Wirt: frisch gehäutete adulte Weibchen. C-Spender wie bei B, Wirt: 12—13 tägige Nymphen. D- Spender: Nymphen kurz vor der Adulthäutung, Wirt: frisch gehäutete adulte Weibchen. E- Spender wie bei D, Wirt: 12—13 tägige Nymphen.

Sektion und Messung erfolgten stets 8 Tage nach Versuchsbeginn.

8 Tage nach der Transplantation wurde sezirt und gemessen. Beim Versuchsende wurden zusätzlich die eigenen Pdr. des frisch gehäuteten adulten Weibchens gemessen (A). Der Vergleich von A mit B zeigt, dass Pdr. als Transplantate etwas langsamer degenerieren, was mit den Beobachtungen von BODENSTEIN (1953) übereinstimmt. Aus einem Vergleich von B mit C erkennt man, dass in 12—13 tägigen Nymphen die Degeneration wesentlich langsamer vor sich geht oder überhaupt nicht stattfindet. Es ist also möglich, dass Pdr. eine Adulthäutung durchmachen, aber nicht degenerieren. BODENSTEIN (1953) stellte bei *Periplaneta americana* fest, dass die Pdr. nach der Adulthäutung nicht degenerierten, wenn den Versuchstieren unmittelbar nach der Häutung die Corpora allata herausoperiert wurden. Er folgert, dass aktive Corpora cardiaca in Abwesenheit der Corpora allata die Degeneration verhindern. Das Milieu in 12—13 tägigen Nymphen scheint diesen Bedingungen (Inaktivität der Corpora allata, vielleicht auch Aktivität der Corpora cardiaca) zu entsprechen. Um zu prüfen, ob eine Degeneration der Pdr. möglich sei, ohne dass sie eine Adulthäutung mitgemacht haben, wurden Pdr. aus Nymphen kurz vor der Adulthäutung in frisch gehäutete adulte Weibchen (D) einerseits, und in 12—13 tägige Nymphen (E) andererseits transplantiert. 8 Tage nach der Transplantation wurde sezirt und gemessen. Aus den Ergebnissen geht hervor, dass die in frisch gehäutete adulte Weibchen (D) transplantierten Pdr. degenerieren, während die in 12—13 tägige Nymphen (E) transplantierten zu einem grossen Teil nicht degenerieren. Also können Pdr. degenerieren, ohne eine Adulthäutung mitgemacht zu haben. Ob eine Degeneration stattfinden kann, wird somit vor der Adulthäutung entschieden.

Im nächsten Versuch wurde nach dem für eine mögliche Degeneration entscheidenden Zeitpunkt im Nymphenleben gesucht. Pdr. aus 12—13 tägigen Nymphen wurden in Nymphen verschiedenen Alters transplantiert. 8 Tage nach der Adulthäutung der Wirtstiere wurde sezirt und die Implantatbreite gemessen. Aus Abb. 4 ist ersichtlich, dass die transplantierten Pdr. nach der Adulthäutung des Wirtstieres nur degenerieren, wenn mindestens 6 Tage vor der Häutung implantiert wird. Zu dieser Zeit wird darüber entschieden, ob die Pdr. degenerieren.

In einem weiteren Versuch wurde untersucht, ob die niedere Juvenilhormonkonzentration während der Zeit vor der Adulthäutung für die Degeneration nach der Häutung verantwortlich sei. Pdr. aus 12—13 tägigen Nymphen wurden vorerst in trächtige Weibchen (niedere Juvenilhormonkonzentration) transplantiert und dort 5, 6, 7, 10 oder 12 Tage belassen. Anschliessend wurden dieselben Pdr. in frisch gehäutete adulte Weibchen transplantiert und 8 Tage später gemessen. Keine der 13 Drüsen zeigte Degenerationserscheinungen. Also genügt eine niedere Juvenilhormonkonzentration nicht, um dann im geeigneten Milieu eine Degeneration zu bewirken. Ein Vergleich mit D in Abbildung 3 zeigt, dass offenbar ausser der Juvenilhormonkonzentration noch andere Faktoren in der

Zeit vor der Adulthäutung für eine Degeneration nach der Häutung notwendig sind. Es ist möglich, dass die Ausschüttung von Ecdyson bei Abwesenheit von Juvenilhormon für eine Degeneration verantwortlich ist. Diese Frage soll nun in weiteren Versuchen abgeklärt werden.

Zusammenfassend kann gesagt werden, dass sich die von WIGGLESWORTH (1955) an *Rhodnius prolixus* aufgestellte Theorie bei *Nauphoeta cinerea* nicht

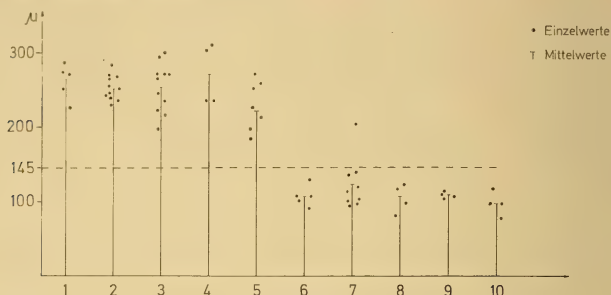


Abb. 4.

Für die mögliche Degeneration der Prothorakaldrüsen entscheidende Zeit im Nymphenleben. Transplantation von Pdr aus 12–13 tätigen Nymphen in Nymphen verschiedenen Alters. Sektion 8 Tage nach Adulthäutung. Ordinate: Prothorakaldrüsenbreite, Abszisse: Zeit zwischen Transplantation und Adulthäutung in Tagen.

bestätigen lässt. Das hormonale Milieu zur Zeit der Adulthäutung ist für die Degeneration der Pdr. nicht von Bedeutung. Eine entscheidende Phase liegt mindestens 6 Tage vor der Adulthäutung. Das Durchlaufen dieser Phase legt aber eine Degeneration noch nicht eindeutig fest; sie findet nur statt, wenn die Pdr. nachher in ein Milieu gelangen, das demjenigen im frisch gehäuteten adulten Tier entspricht.

LITERATUR

- BODENSTEIN, D. 1953. *Studies on the humoral mechanisms in growth and metamorphosis of the cockroach, Periplaneta americana. II. The function of the prothoracic gland and the corpus cardiacum.* J. Exp. Zool. 123: 413-434.
- CASSIER, P. 1969. *Etat phasaire et destinée post-imaginale des glandes ventrales chez Locusta migratoria migratorioides (R. et F.).* Proc. VI Congr. IUSSI: 33-38.
- GILBERT, L. I. 1964. *Physiology of Growth and Development: Endocrine Aspects.* In: The Physiology of Insecta (Ed. by ROCKSTEIN, M.) 1, Part A, 5. Academic Press, New York.
- SHAAYA, E. und KARLSON P. 1965. *Der Ecdysontiter während der Insektenentwicklung. II. Die postembryonale Entwicklung der Schmeissfliege Calliphora erythrocephala.* J. Insect Physiol. 11: 65-69.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1955. *The breakdown of the thoracic gland in the adult insect, Rhodnius prolixus.* J. Exp. Biol. 32: 485-491.

N^o 40. **R. Wilhelm** und **M. Lüscher**. — Über die Reifung transplantiert^{er} Oocyten unter verschiedenen Bedingungen bei der Schabe *Nauphoeta cinerea*.¹ (Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle).

Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut der Universität Bern.

Eine gonadotrope Wirkung der Corpora allata während der Eireifung ist bei zahlreichen Insektenarten, unter anderem bei der Schabe *Nauphoeta cinerea* (LÜSCHER, 1968) nachgewiesen worden. Es ist jedoch fraglich, ob die Stimulation der Oogenese ausschliesslich vom Einfluss der Corpora allata abhängt, oder ob noch andere zusätzliche Faktoren in dieser Hinsicht wirksam sind.

Wir haben festgestellt, dass transplantierte Oocyten in Wirtsw^{eib}chen wachsen. Auf dieser Beobachtung basiert unsere Untersuchungsmethode: wir transplantieren je 2 Oocyten in ein Wirtstier und prüfen nach 27 Stunden, ob diese gewachsen sind. Das Wachstum kann als Mass für die anregende Wirkung des Milieus betrachtet werden. Wir können feststellen, dass die Wachstumsfähigkeit oder -kompetenz der Oocyten je nach Alter variiert. Um eine möglichst empfindliche Reaktion auf wachstumsanregende Faktoren zu erzielen, mussten wir durch einen Vorversuch abklären, in welchem Stadium der Eireifung die Wachstumskompetenz optimal ist: wir transplantierten je 2 Oocyten im Alter von 1—13 Tagen in 9-tägige Wirtsw^{eib}chen (Abb. 1). Der Vorversuch zeigte, dass bis zum 8. Tag eine kontinuierliche Zunahme, dann vom 10. Tag an eine gesicherte Abnahme des Wachstums erfolgt. Die Zunahme der Wachstumsfähigkeit könnte darauf zurückgeführt werden, dass sich die Oocytenoberfläche im Verlaufe der Eireifung vergrössert und damit mehr Nährstoffe aufnehmen kann, was ein vermehrtes Wachstum zur Folge hat.

Mit der gleichen Methode ermittelten wir den wachstumsanregenden Einfluss des inneren Milieus während der Eireifung (Abb. 2). Wir wählten 7-tägige Oocyten, da diese eine gute Wachstumsfähigkeit aufweisen, und transplantierten je 2 in 1—13-tägige Wirtsw^{eib}chen. Die optimale wachstumsanregende Wirkung hat das 7—11-tägige Milieu. Bis zum 7. Tag nimmt sie kontinuierlich zu, vom 11. Tag an gesichert ab. Interessant ist die Feststellung, dass sich das Milieu bezüglich seiner wachstumsanregenden Wirkung ähnlich dem Corpora allata-Volumen ändert (LÜSCHER, 1968). Wir vermuten, dass die wachstumsanregende Wirkung des Milieus von der Konzentration des Juvenilhormons der Hämolymphe abhängt. Am Anfang der Eireifung weist das Milieu noch keine wachstumsanregende Wirkung auf; die Corpora allata — zu diesem Zeitpunkt noch

¹ Durchgeführt mit Hilfe des Forschungskredites No. 5384.3 des Schweiz. Nationalfonds.

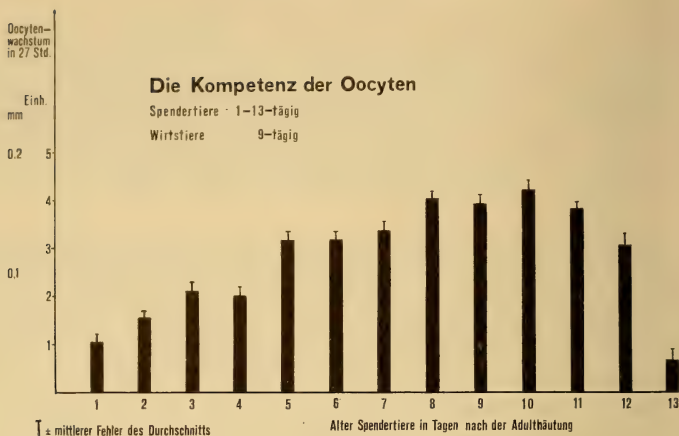


FIG. 1.



FIG. 2.

klein — würden unserer Annahme entsprechend noch kein Juvenilhormon in die Hämolymphe abgeben. Erst mit der Zunahme des Corpora allata-Volumens im Verlaufe der Eireifungsperiode nimmt der wachstumsanregende Einfluss zu und bleibt dann für einige Tage konstant. Entsprechend geht die Abnahme des Milieueinflusses wieder mit einer Verkleinerung des Corpora allata-Volumens einher. LÜSCHER und ENGELMANN (1955) haben bei *Leucophaea maderae* fest-

gestellt, dass die reifen Eier stofflich auf das Gehirn wirken, welches dann seinerseits die Corpora allata hemmt. Dieser Vorgang würde, unserer Vermutung entsprechend, den Juvenilhormonspiegel in der Hämolymphe senken. Da unsere Befunde mit der Zu- und Abnahme des Corpora allata-Volumens in Einklang stehen, dürfen wir annehmen, dass sich die Juvenilhormonkonzentration in der Hämolymphe während der Eireifung proportional zum Corpora allata-Volumen ändert, und dass dieses also ein brauchbares Mass für die Aktivität der Drüsen darstellt.

Wäre das Vorhandensein aktiver Corpora allata allein für das Wachstum der Oocyten verantwortlich, so müsste unter entsprechenden Bedingungen auch ein Wachstum kompetenter Oocyten in Männchen erzwungen werden können. Verschiedentlich sind bei Insekten Ovarien in Männchen implantiert worden, wobei sich die Versuchsergebnisse widersprechen. Eine Eireifung im männlichen Milieu ist bei *Pieris brassicae* (KARLINSKY, 1967), bei *Locusta migratoria* (VOGEL, 1968) und bei *Periplaneta americana* (PRABHU und HEIMA, 1970) festgestellt

TABELLE

Implantation von kompetenten Oocyten in Männchen

	Wachstum \pm mittlerer Fehler des Durchschnitts mm
1. Implantation von einem Paar aktiver Corpora allata und 2 Oocyten. Kontrollversuch: Implantation von einem Paar aktiver Corpora allata und 2 Oocyten in decapitierte Weibchen.	0 $0,105 \pm 0,004$
2. Injektion von 1 mg Farnesylmethylester und Implantation von 2 Oocyten.	0
3. Implantation von einem Ovar, einem Paar aktiver Corpora allata und 2 Oocyten.	0
4. Injektion von 1 mg Farnesylmethylester und Implantation von einem Ovar und 2 Oocyten.	0
5. Implantation von 2 Paar aktiver Corpora allata, von weiblichem Fettgewebe und 2 Oocyten.	0

Parabiose zwischen Männchen und Weibchen

1. Implantation von 2 Oocyten in Männchen.	$0,084 \pm 0,007$
2. Implantation von je einem Paar aktiver Corpora allata in decapitierte Weibchen und normale Männchen und 2 Oocyten in Männchen.	$0,081 \pm 0,007$
3. Injektion von 1 mg Farnesylmethylester in decapitierte Weibchen und normale Männchen und Implantation von 2 Oocyten in Männchen.	$0,084 \pm 0,007$
Kontrolle: Parabiose zwischen normalen Weibchen und decapitierten Weibchen und Implantation von 2 Oocyten in die decapitierten Weibchen.	$0,108 \pm 0,015$

worden, wogegen bei *Tenebrio molitor* (LAVERDURE, 1967) ein negatives Ergebnis vorliegt. Unsere Versuche mit Männchen haben ergeben, dass trotz Implantation von einem Paar aktiven Corpora allata und kompetenten Oocyten ein Wachstum ausgeblieben ist (Tabelle). Damit steht fest, dass ein zusätzlicher Faktor die Eireifung mitbedingt, oder dass das männliche Milieu einen hemmenden Faktor enthält. Wir haben nun zusätzlich zu Oocyten und Corpora allata weiblichen Fettkörper oder Ovarien implantiert in der Annahme, dass diese Organe einen stimulierenden Faktor abgeben könnten. Auch haben wir verschiedentlich die aktiven Corpora allata durch den analog dem Juvenilhormon gonadotrop wirkenden Farnesylmethylester ersetzt und jeweils eine Überdosis von $10\ \mu\text{l}$ 1:10 (=1 mg Substanz) in Olivenöl injiziert, um eine allfällige Reaktion optimal zu stimulieren (nach einer unveröffentlichten Beobachtung von LÜSCHER entsprechen ca. 10γ Farnesylmethylester einem Paar Corpora allata). Trotzdem erfolgte keine Eireifung, auch nicht bei zusätzlicher Implantation von Ovarien oder weiblichem Fettgewebe (Tabelle): der vermutete Stoff ist demnach in diesen Geweben nicht oder nicht in genügender Menge vorhanden.

Die Parabioseversuche (Tabelle), die den Austausch der Hämolymphe zwischen beiden Geschlechtern ermöglichten, sind dagegen positiv verlaufen: auch im Männchen haben wir ein beträchtliches Wachstum der transplantierten Oocyten feststellen können. Somit ist nachgewiesen, dass neben aktiven Corpora allata bzw. Juvenilhormon ein weiterer Faktor, der nur in der weiblichen Hämolymphe vorhanden ist oder nur in dieser unter dem Einfluss von Juvenilhormon in genügender Menge entsteht, für die Eireifung unentbehrlich ist.

LITERATUR

- KARLINSKY, A. 1967. *Influence des corpora allata sur le fonctionnement ovarien en milieu mâle de Pieris brassicae L. (Lepidoptère)*. C. R. Acad. Sci. Paris 265: 2040-2042.
- LAVERDURE, A. M. 1967. *Mode d'action des corpora allata au cours de la vitellogenèse chez Tenebrio molitor (Coléoptère)*. C. R. Acad. Sci. Paris 265: 145-146.
- LÜSCHER, M. 1968. *Hormonal control of respiration and protein synthesis in the fat body of the cockroach Nauphoeta cinerea during oocyte growth*. J. Insect Physiol. 14: 499-511.
- LÜSCHER, M. und F. ENGELMANN, 1955. *Über die Steuerung der Corpora allata-Funktion bei der Schabe Leucophaea maderae*. Rev. suisse Zool. 62: 649-657.
- PRABHU, V. K. K. and P. HEMA. 1970. *Effect of Implantation of ovaries in the male cockroach Periplaneta americana*. J. Insect Physiol. 16: 147-156.
- VOGEL, A. 1968. *Résultats de transplantations d'ovaires d'imagos à Locusta migratoria (L.)*. C. R. Acad. Sci. Paris 267: 1043-1046.

N° 41. **Robert Matthey.** — L'« Eventail robertsonien » chez les *Mus* (Leggada) africains du groupe *minutoides-musculoides*.
(Avec 2 figures)

Université de Lausanne, Institut de Biologie animale et de Zoologie.

Le rôle des mutations chromosomiques dans les processus de spéciation a été longtemps considéré comme négligeable. Trois arguments principaux semblent légitimer cette attitude: 1) le patrimoine génétique n'est pas modifié par ces mutations, abstraction faite d'éventuels effets de position. 2) dans certains groupes, par exemple les *Felidae*, la formation des espèces s'est effectuée sans modifications microscopiquement décelables du caryotype. 3) d'énormes bouleversements chromosomiques, par exemple ceux qui ont fait passer la formule, $2N = 54$, d'*Ellobius talpinus* à la formule $2N = 17$ d'*E. lutescens*, le type des hétérochromosomes étant en outre profondément modifié, ne s'accompagnent que de modifications morphologiques mineures. Cependant, depuis quelques années, de nombreux travaux exigent la révision de ce point de vue.

Bien que la communication présente concerne exclusivement la Cytogénétique mammalienne, il est impossible de ne pas citer les publications de WHITE et de ses élèves (1957-1969) sur les *Morabinae* australiens, ceci en raison de l'intérêt exceptionnel des considérations théoriques développées par WHITE. Relativement aux Mammifères, je renvoie le lecteur aux travaux de la Conférence internationale de Hanovre (1968) que K. BENIRSCHKE a réunis en un volume, « Comparative Mammalian Cytogenetics », (1969).

D'entre les ordres de Mammifères, les Rongeurs, en pleine explosion évolutive, illustrent exemplairement les relations qui peuvent exister entre la différenciation du caryotype et la spéciation.

De multiples publications portant sur diverses familles de Rongeurs (cf. BENIRSCHKE) montrent que, dans la majorité des cas, l'évolution chromosomique est de type « robertsonien », les espèces ou sous-espèces d'un genre pouvant présenter des nombres diploïdes très différents mais un N.F. (nombre fondamental = nombre de bras principaux) qui est constant ou compris dans d'étroites limites. Moins fréquemment, le cas le plus démonstratif étant celui des *Peromyscus*, Cricetidés américains, à des nombres diploïdes identiques répondent des N.F. différents, le mécanisme responsable étant alors l'inversion péracentrique (HSU et ARRIGHI, 1966).

Les petites Souris africaines pour lesquelles il m'a paru utile de conserver la dénomination de Leggada et dont, depuis douze ans, je poursuis l'analyse cyto-

génétique semblaient démontrer que les processus robertsoniens de fusion/fission suffisaient à la compréhension de leur évolution chromosomique, encore que j'eusse décrit un cas unique d'inversion péricentrique chez un exemplaire de *Mus minutoides* (MATTHEY, 1964). On pouvait supposer que le mécanisme fusion/fission excluait celui d'inversion péricentrique, et réciproquement. Nous verrons, dans l'exposé qui suivra celui-ci que cette hypothèse ne correspond pas à la réalité qui est bien plus complexe. Pour l'instant, considérons les Leggadas comme un exemple typique d'évolution robertsonienne.

Rappelons tout d'abord que la taxonomie de ces Souris, malgré d'excellentes études, en particulier celles de F. PETTER (1963, 1969) est des plus obscures et que les conclusions auxquelles elle aboutit sont loin de coïncider toujours avec les faits révélés par l'analyse caryotypique. Celle-ci permet de diviser les Leggada en deux groupes principaux, d'après la morphologie des chromosomes sexuels (cf. MATTHEY, Révision générale de 1966 où figurent les références aux travaux antérieurs). Dans le type considéré comme primitif (PR), l'X et l'Y sont acrocentriques et semblables à ceux de la Souris domestique. L'autre type est dit transloqué (TR), l'X et l'Y primitifs étant transloqués chacun sur les constituants d'une paire autosomique, l'X devenant métacentrique, l'Y submétacentrique.

La plupart des *Mus TR* entrent dans ce que j'appelle le complexe *minutoides-musculoides* qui seul fait l'objet de cet exposé. Ce complexe dont les représentants occupent une aire géographique très vaste, du 20° de latitude nord jusqu'au Cap, apparait comme formé d'un nombre élevé d'espèces (?) et de sous-espèces cryptiques dont l'analyse taxonomique exigerait des croisements multiples. Dès 1963, j'ai fait connaître le polymorphisme des Leggada de Bangui (République centrafricaine) dont les populations sont constituées d'individus rapportés à l'espèce *M. musculoides* Smith, ayant 34, 33, 32 ou 31 chromosomes pour un N.F. invariablement de 36. J'écrivais alors : « ... à la limite, nous pourrions supposer l'existence de Leggada possédant 16 autosomes métacentriques ou submétacentriques en plus des deux chromosomes sexuels », d'où un nombre 2N de 18. Cette hypothèse se trouvait confirmée en 1964 par l'étude de *M. minutoides* Smith d'Afrique du Sud où le nombre diploïde est précisément de 18. En 1965, Je retrouvais en Côte-d'Ivoire des *musculoides* à 34, 33 et 32 chromosomes. Et, en 1966, un sujet unique, obtenu de Bangassou se montrait doté de 22 chromosomes. La même année, je publiais une révision générale portant sur 213 Leggadas.

Ultérieurement, je donnai les résultats relatifs à 49 spécimens (1967) dont quatre, capturés à Ippy, ont fait l'objet d'une note récente (1970): la combinaison 2N = 28 apparaissait pour la première fois chez un exemplaire, un autre ayant 32 chromosomes. En outre, la formule 2N = 18 se retrouvait chez une femelle appartenant probablement à la même forme qu'un mâle doté de 19 chromosomes et révélant l'existence d'un type nouveau de chromosomes sexuels: ♂: X/Y₁Y₂ — — ♀: X/X.

La zone Bangui, Bangassou, Ippy, à laquelle des découvertes toutes récentes permettent d'ajouter N'Délé (fig. 1) est donc le plus riche foyer de polymorphisme, ce qu'attestent des caryotypes très différents. Une exploration plus poussée de cette région s'imposait. Au début de 1970, mon collaborateur, le D^r F. PETTER

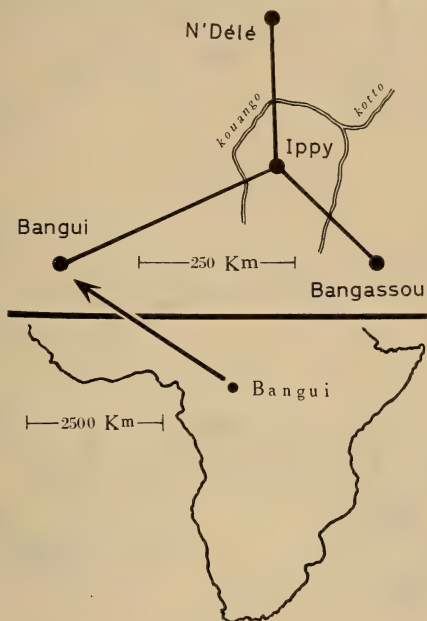


FIG. 1

Carte montrant la provenance des sujets étudiés.

(Muséum national d'histoire naturelle, Paris) qui, dès 1963 a assumé l'étude taxonomique de tous mes sujets, devait se rendre à la Station de la Maboké pour y poursuivre ses propres recherches. Grâce à un subside du Fonds national, le D^r PETTER put prospecter la région en question d'où il m'a envoyé un nombre élevé de Leggada que nous étudions en collaboration avec M. Jotterand. Les résultats présents concernent une cinquantaine d'individus déjà analysés.

La figure 2 montre que, des 17 combinaisons robertsoniennes théoriquement possibles, 16 sont maintenant connues. D'autre part, et ceci sera discuté dans un travail plus étendu, on remarquera qu'à une région donnée correspond un polymorphisme réduit à quelques valeurs proches, 31/32/33/34 à Bangui, 32/33/34 à Adiopodoumé, 21/22/23/24 à Bangassou. Ce n'est qu'à Ippy que nous avons à

la fois, 18/19 et 27/28/29/30/31/32. Mais il est probable que, la femelle à 18 correspondant au mâle à 19 pourvu de chromosomes sexuels multiples, ces deux individus appartiennent à un taxon sexuellement isolé.

Ces observations nous amèneraient à discuter les hypothèses relatives à la spéciation, ce qui dépasserait le cadre de cette note. Je me contente de rappeler

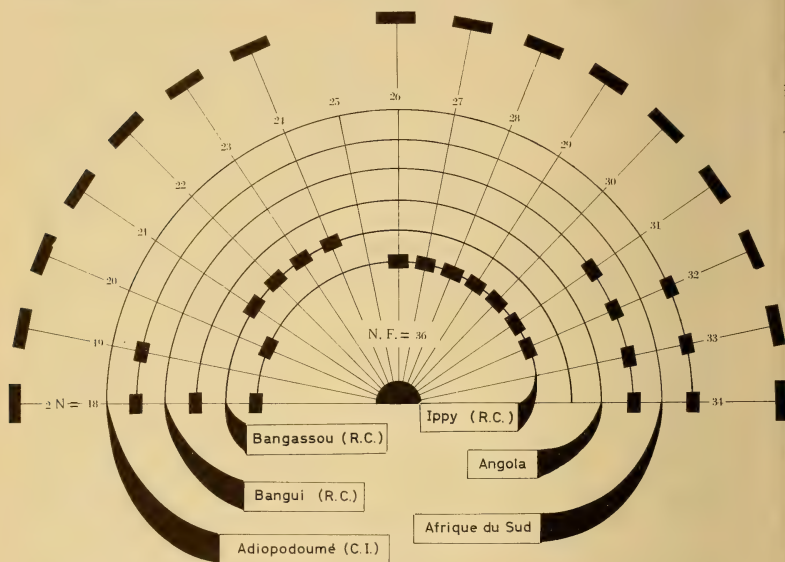


FIG. 2

L'« éventail » robertsonien : à la périphérie, les rayons terminés par un rectangle noir correspondent aux combinaisons observées; on remarquera que $2N = 25$ est la seule qui manque. Sur les demi-cercles concentriques figurent les combinaisons propres à chaque station. Les noms de celles-ci sont inscrits au dessous du diamètre horizontal.

que l'interstérilité, attestée par la non-existence de formes qui pourraient être considérées comme des hybrides entre *Leggadas* à chromosomes sexuels **PR** et **TR**, démontre que, par une seule translocation entre autosomes et hétérochromosomes, une population primitive a pu être divisée en deux groupes sexuellement isolés et qui, ultérieurement, évolueront en divergeant de plus en plus jusqu'à atteindre le statut d'espèce morphologiquement identifiables. Dès 1964, j'ai appliqué cette hypothèse au cas des espèces sympatriques *M. minutoides* Smith et *M. indutus* Th. d'Afrique du Sud, puis à celui de deux formes d'Angola, taxonomiquement identiques mais dotées, l'une de 18 chromosomes (**TR**), l'autre de 34 (**PR**), toutes

deux avec un N.F. de 36. En somme, deux exemples de ce que WHITE (1968) a défini comme type stasipatrique de spéciation.

Ainsi, les mécanismes robertsoniens de fusion/fission caractérisés par la constance du N.F. pour des nombres diploïdes variés semblaient avoir été seuls à l'œuvre dans l'évolution chromosomique des *Leggada*.

Or, de Bangassou et d'Ippy, le Dr PETTER nous adressait de nombreuses *Leggada* qui, sur le terrain déjà, lui semblait représenter une entité taxonomique nouvelle. Ces Souris nous réservaient une grande surprise qui, après étude de 30 individus, fait l'objet d'une seconde note présentée par ma collaboratrice et complétant cet exposé.

SUMMARY

Among the pigmy-mice with translocated sex chromosomes (TR) and Fundamental number (N.F.) of 36, new "robertsonian" karyotypes have been found in populations of Centrafrican Republic. From 18 to 34, all diploid numbers occur with the single exception of $2N = 25$.

BIBLIOGRAPHIE

- BENIRSCHKE, K. 1969. *Comparative Mammalian Cytogenetics*. Springer, New-York.
- HSU, T. C. et F. E. ARRIGHI. 1966. *Chromosomal evolution in the genus Peromyscus (Cricetidae, Rodentia)*. *Cytogenet.*, 5: 355-359.
- MATTHEY, R. 1966. *Le polymorphisme chromosomique des Mus africains du sous-genre Leggada. Révision générale portant sur l'analyse de 213 individus*. *Rev. suisse Zool.*, 73: 585-607.
- 1967. *Cytogénétique des Leggada: (1) La formule chromosomique de Mus (Leggada) bufo Th., (2) Nouvelles données sur la délétion portant sur le bras court d'un X chez Mus (Leggada) triton Th.* *Experientia*, 23: 133.
- 1967 a). *Etude de deux femelles hétérozygotes pour une délétion portant sur un bras du chromosome X chez Mus (Leggada) minutoides musculoides Temm.* *Cytogenet.*, 6: 168-177.
- 1967 b). *Cytogénétique de Mus (Leggada) minutoides musculoides Temm. et de formes voisines. Etude d'une population de Côte d'Ivoire*. *Arch. J. Klaus Stift.*, 62: 21-30.
- 1967 c). *Un nouveau système chromosomique polymorphe chez des Leggada africaines du groupe tenellus (Rodentia-Muridae)*. *Genetica*, 38: 211-226.
- 1970. *Nouvelles données sur la cytogénétique et la spéciation des Leggada (Mammalia-Rodentia-Muridae)*. *Experientia*, 26:102.
- WHITE, M. J. D. 1968. *Models of speciation*. *Science*, 159:1065-1070.
- 1969. *Chromosomal rearrangements and speciation in Animals*. *Ann. Rev. Genetics*, 3: 75-98.

N° 42. **Robert Matthey et Martine Jotterand.** — Nouveau système polymorphe non-robertsonien chez des « Leggadas » (*Mus sp.*) de république Centrafricaine. (Avec 1 figure)

Université de Lausanne, Institut de Biologie animale et de Zoologie.

Il est intéressant de constater que, parallèlement à l'évolution robertsonienne du complexe *minutoides-musculoides* (2N compris entre 18 et 34, N.F. de 36, chromosomes sexuels TR), un autre type de mutations chromosomiques est apparu qui aboutit à l'isolement de populations aux caractères caryotypiques originaux. De ces populations, nous avons examiné 30 individus, neuf de Bangassou et vingt-un de Ippy: pour un même nombre diploïde de 28, le N.F. varie de 30 à 34. Les processus de fusion/fission sont donc à exclure et le polymorphisme de ces Leggadas dépend d'inversions péricentriques.

Alignant les chromosomes par ordre de taille décroissante, nous pouvons les répartir en deux groupes: le premier renferme les huit chromosomes les plus grands, le second vingt éléments acrocentriques. La différence de longueur entre le chromosome le plus court du groupe I et le plus long du groupe II, bien que faible, est supérieure à celle qui distingue les éléments de deux paires consécutives à l'intérieur de chaque groupe. Aux chromosomes du groupe I sont liés les phénomènes de polymorphisme. L'interprétation de ceux-ci se fondera sur l'hypothèse d'une dérivation initiale à partir d'individus (♀) appartenant au cycle robertsonien et dotés de 28 chromosomes, pour un N.F. de 36 (fig. 1). Les huit plus grands éléments de ces individus, deux X et six autosomes, sont méta- ou submétacentriques.

La comparaison de ces huit chromosomes aisément classés en quatre paires avec les huit chromosomes de notre groupe I démontre que la composition autosomique de ce dernier groupe est très variable, cependant que les hétérochromosomes auxquels leur taille assigne la seconde place sont constamment présents. Nous avons observés les constitutions suivantes:

<i>Méta- ou Submétacentriques</i>	<i>Acrocentriques</i>
2	6
3	5
4	4
6	2
5	3

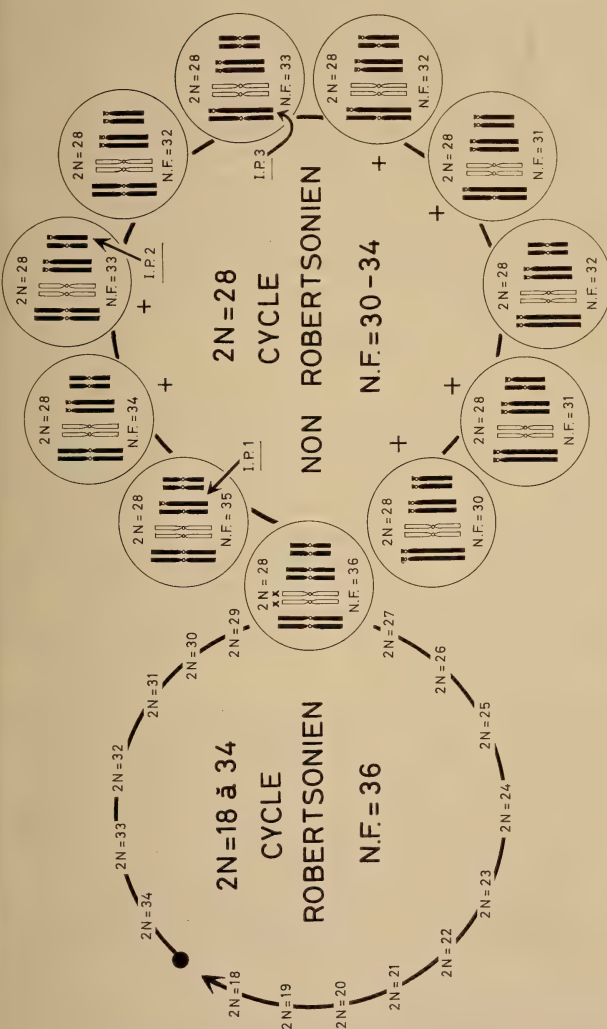


Fig. 1

A gauche, les diverses formules du Cycle robertsonien. Partant de l'une de ces formules, $2N = 28$, il est possible de dériver les cariotypes du Cycle non-robertsonien, figuré à droite, en faisant intervenir des inversions péricentriques (I.P.1, I.P.2, I.P.3). Les six combinaisons, homo- ou hétérozygotes, effectivement observées, sont marquées d'une croix.

De ces divers caryotypes, celui qui est le plus proche de notre point de départ (8 M ou SM) répond à la formule 6/2 qui n'en diffère que par une inversion ayant transformé en un acrocentrique un métacentrique primitif. Cette inversion, une fois homozygote, semble être très stable et probablement avantageuse car des hétérozygotes pour cette mutation n'ont pas été rencontrés.

Deux autres inversions péricentriques ont dû porter respectivement sur la quatrième et sur la première paire et ont été observées aussi bien à l'état homozygote qu'à l'état hétérozygote. Il y a donc au total — en admettant que les AC issus de la première inversion péricentrique sont constamment à l'état homozygote pour cette mutation — dix combinaisons possibles dont six figurent dans notre échantillon de 23 individus. Si la combinaison hétérozygote pour la première inversion existe, ce qui ne peut être absolument exclu, ce serait alors 27 caryotypes différents qui seraient possibles.

DISCUSSION

Le premier cas d'une inversion péricentrique chez un Euthérien a été observé par MATTHEY (1964) chez un exemplaire de *Mus minutoïdes*. Le même auteur (1966) a étudié un échantillon de 8 *Mastomys natalensis*, prélevés dans une population de la région du Tchad; l'examen du caryotype de ces individus révèle l'existence d'une paire autosomique polymorphe pouvant associer soit 2 acrocentriques (AC), soit 2 métacentriques (M), ou enfin un AC et un M. La longueur des deux chromosomes étant la même, une inversion péricentrique est très vraisemblable et fournit un modèle expliquant les fluctuations du nombre fondamental (N.F.) dans un groupe donné.

Dès lors ce type de mutation a été retrouvé à plusieurs reprises; me limitant aux Rongeurs, je citerai quelques cas:

YOSIDA et ses collaborateurs (1965), lors de l'étude de populations japonaises de *Rattus rattus*, ont observé une mutation de la paire autosomique n° 1 faisant de celle-ci, constituée généralement de 2 AC, un couple hétéromorphe réunissant un AC et un submetacentrique (SM) (hétérozygote) ou une paire homomorphe associant 2 SM (homozygote); il s'agit d'une inversion péricentrique. L'examen d'un nouvel échantillon de rats noirs du Japon (1968) révéla l'existence de mutations du même type au niveau des paires 9 et 13.

NADLER et coll. (1966, 1968) ont montré que dans les genres *Tamias* et *Spermophilus* (*Sciuridae*), les inversions péricentriques sont à l'origine des nombreux remaniements ayant abouti à la diversification du caryotype chez les diverses espèces.

Le cas des *Peromyscus* américains (*Cricetidae*) (HSU et ARRIGHI, 1966; SPARKES et ARAKAKI, 1966) est spécialement intéressant puisqu'il nous révèle un groupe dans lequel toute l'évolution semble s'être faite par inversions péricentriques, accompagnées peut-être de translocations. Dix-sept espèces sont caracté-

risées par un nombre diploïde constant, $2N = 48$, et par un N.F. variant entre les valeurs extrêmes de 56 (*P. boylei rowlei*: 40 AC, 8 M dont les chromosomes sexuels) et de 96 (*P. collatus*: pas d'AC, 48 M et SM). Le nombre diploïde étant constant, et les paires étant alignées par ordre de longueur décroissante et désignées chacune par un numéro, la taille des éléments portant le même numéro est la même pour toutes les espèces et sous-espèces, quelle que soit la position du centromère, ce qui permet de conclure à l'absence totale de phénomènes robertsoniens au sein de ce groupe polymorphe.

Citons encore les travaux de WAHRMAN, GOITEIN et NEVO (1969) sur différentes populations de *Spalax ehrenbergi*. Les représentants israéliens de cette espèce sont distribués en populations caractérisées par des caryotypes divers: $2N = 52, 54, 58$ et 60 pour des N.F. 84, 82 et 76. L'analyse permet de distinguer dans chaque caryotype trois groupes de chromosomes: le groupe A a toujours la même composition: 36 chromosomes (16 M ou SM, 20 AC). Le groupe B appartient au domaine robertsonien: il compte de 8 à 16 chromosomes, soit: 8 M, ou 6 M/4 AC, ou 2 M/12 AC ou enfin 16 AC. Le groupe C est formé de plus petits chromosomes invariablement au nombre de 8, tous métacentriques ou tous acrocentriques, les deux types pouvant coexister dans la proportion 6/2. Les différences de N.F. sont donc à attribuer exclusivement aux chromosomes de ce groupe.

Signalons enfin une population indienne de *Mus dunni* (MATTHEY et PETTER, 1968). Comme *Mus musculus* ($2N = 40$, N.F. = 40), *Mus dunni* possède 40 chromosomes, mais le N.F. est très variable d'un individu à l'autre, les valeurs 49, 50, 51 et 52 ayant été observées. Ce polymorphisme s'explique par des inversions péricentriques, le nombre de SM, constant pour un individu donné, étant de 7, 8, 9 ou 10.

Nous pouvons nous demander si, dans une population en train d'évoluer les mutations chromosomiques sont toutes du même type ou si, au contraire, plusieurs mécanismes sont à l'œuvre et, dans ce cas, dans quelle mesure ils coïncident ou se succèdent dans le temps. A ce propos, citons WHITE (1964): « The principles of caryotypic orthoselection implies that there is a tendency for particular types of rearrangement to be repeated in one chromosome after another of the caryotype, in individual evolutionary lineages, thus leading to the very common situation where many or all the members of the caryotype are similar in size and shape. »

Ce principe du « changement homologue » veut donc que les changements d'un caryotype primitif se fassent dans un taxon donné, en utilisant un même mécanisme, dans le cas des Drosophiles, par exemple, l'inversion paracentrique, dans celui des *Peromyscus* l'inversion péricentrique.

Cette conception est certainement trop étroite: chez les *Spalax* israéliens, nous avons vu que, outre le groupe A de chromosomes, de composition identique pour toutes les formes, il existe un groupe B où les processus de fusion/fission

sont à l'œuvre, enfin un groupe C, dont les constituants varient grâce à des inversions péricentriques.

Nous avons d'autre part constaté l'existence, chez nos *Leggadas*, d'un cycle robertsonien et d'un cycle non-robertsonien, ce dernier pouvant être dérivé des individus à 28 chromosomes du premier de ces cycles. Là encore, un double mécanisme de variation est à l'œuvre, simultanément.

Enfin, la cytologie comparée nous offre des situations, dont l'explication exige la coopération de ces mécanismes. Rappelons le cas des *Ellobius* : *E. talpinus* comprend des populations à 54 et des populations à 52 chromosomes avec un N.F. de 56 (VORONTOV et IVANOV, 1967). *E. fuscocapillus* a 36 chromosomes et le même N.F. de 56. (VORONTOV *in litt.*). Or, *E. lutescens* n'a que 17 chromosomes (MATTHEY, 1953). La formule 56 ou 54 étant certainement primitive, MATTHEY, (1957) a montré que celle de *lutescens* ne pouvait s'expliquer qu'en admettant le schéma selon lequel 4 autosomes acrocentriques A et B d'une part, C et D d'autre part, donnent 2 M par fusion, AB et CD. Des inversions péricentriques transforment ces deux chromosomes en deux acrocentriques qui à nouveau fusionnent, et donnent un M:AC/BD. Ainsi un chromosome de *E. lutescens* correspond approximativement à 4 chromosomes de *talpinus*, la longueur totale des éléments aboutés étant la même pour les trois espèces.

Il restera à comprendre la manière dont ces variations caryologiques interviennent dans les phénomènes de spéciation.

SUMMARY

Till now, it seemed possible to explain the chromosomal evolution of the African pigmy-mice, only through robertsonian processus (fusion/fission). By a new species from Centrafrican Republic we have to deal with pericentric inversions bearing on three pairs of autosomes, the diploid number remaining always the same ($2N = 28$).

BIBLIOGRAPHIE

- Hsu, T. C. et F. C. ARRIGHI. 1966. *Chromosomal evolution in the genus Peromyscus (Cricetidae, Rodentia)*. Cytogenet. 5: 355-359.
- MATTHEY, R. 1953. *La formule chromosomique et le problème de la détermination sexuelle chez Ellobius lutescens Thomas (Rodentia-Muridae-Microtinae)*. Arch. J. Klaus-Stift. 28: 65-73.
- 1957. *Cytologie comparée, systématique et phylogénie des Microtinae (Rodentia-Muridae)*. Rev. suisse Zool. 64: 39-71.
- 1964. *La signification des mutations chromosomiques dans les processus de spéciation. Etude cytogénétique du sous-genre Leggada Gray (Mammalia-Muridae)*. Arch. Biol. 75: 169-206.
- 1966. *Une inversion péricentrique à l'origine d'un polymorphisme chromosomique non-robertsonien dans une population de Mastomys (Rodentia-Murinae)*. Chromosoma 18: 188-200.

- et F. PETTER. 1968. *Existence de deux espèces distinctes, l'une chromosomiquement polymorphe, chez des Mus indiens du groupe booduga. Etude cytogénétique et taxonomique.* Rev. suisse Zool. 75: 461-498.
- NADLER, C. F. 1966. *Chromosomes and systematics of american ground squirrels of the subgenus *Spermophilus*.* J. Mamm. 47: 579-596.
- 1968. *Chromosomes of the ground squirrel *Spermophilus richardsonii aureus* (Davis).* J. Mamm. 49: 312-314.
- and C. E. HUGHES. 1966. *Chromosomes and taxonomy of the ground squirrel subgenus *Ictidomys*.* J. Mamm. 47: 46-53.
- R. S. HOFFMANN and D. M. LAY. 1969. *Chromosomes of the asian chipmunk *Eutamias sibiricus* Laxmann (Rodentia: Sciuridae).* Experientia 25: 868.
- SPARKES, R. S. and D. T. ARAKAKI. 1966. *Intraspecific and interspecific chromosomal polymorphism in *Peromyscus maniculatus* (Deer Mouse).* Cytogenet. 5: 411-418.
- WHARMAN, J., R. GOITEIN and E. NEVO. 1969. *Mole rat *Spalax*: Evolutionary significance of chromosome variation.* Science 164: 82-84.
- WHITE, M. J. D. 1969. *Chromosomal rearrangements and speciation in animals.* Ann. Rev. Genet. 3: 75-98.
- YOSIDA, T. H., A. NAKAMURA and T. FUKAYA. 1965. *Chromosomal polymorphism in *Rattus rattus* (L.) collected in Kusudomari and Misima.* Chromosoma 16: 70-78.
- and K. TSUCHIYA. 1969. *Chromosomal polymorphism and new caryotypes of black rat, *Rattus rattus*, collected in South East Asia and Oceania.* Ann. Rep. Nat. Inst. Genet. Japan 19: 11-12.

N° 43. **U. Rahm.** — Note sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo. ¹ (Avec 7 figures)

Institut pour la Recherche Scientifique en Afrique Centrale, Congo et Musée d'Histoire naturelle, Bâle.

Nous ne possédons encore que peu de renseignements concernant la reproduction des petits mammifères en Afrique. Jusqu'à récemment on se contentait de dire qu'ils se reproduisent apparemment pendant toute l'année. Mais il n'est guère probable que, dans des régions où les variations saisonnières sont très marquées, celles-ci n'aient pas d'influence sur la périodicité de la reproduction. Une telle corrélation entre les saisons et la reproduction a été prouvée pour *Mastomys* (Muridés) chez lequel le point culminant de la reproduction est situé vers la fin de la saison des pluies et au début de la saison sèche (BRAMBELL et

¹ Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un programme de recherche subventionné par La Life Sciences Division, Army Research Office (Grant N° DAHC 19-68-G-0006).

DAVIS, 1941, CHAPMAN, CHAPMAN et ROBERTSON, 1959, COETZEE, 1965). Pour d'autres espèces, HANNEY (1964) a obtenu des résultats semblables en Malawi; DELANY (1964) en Uganda; PIRLOT (1954) au Katanga et HAPPOLD (1966) au Sudan. DIETERLEN (1967) a publié une étude détaillée sur les saisons et la reproduction des Muridés dans la région du lac Kivu en milieu de savane. Il a constaté une corrélation frappante entre la pluviosité et la reproduction. Le pourcentage des femelles actives diminue pendant la saison sèche qui ne dure que trois mois dans cette région. Toutes ces études ont été réalisées dans des régions où les savanes dominent et où la saison sèche est très prononcée. Par contre les données sur la reproduction des mammifères en milieu forestier sont encore trop fragmentaires pour pouvoir en tirer des conclusions. JEWELL et OATES (1969) ont constaté que la plupart des Lorisidés au Nigeria naissent à la fin de la saison sèche et au début de la saison des pluies.

Au cours d'une étude sur l'écologie et les ectoparasites des rongeurs dans la forêt équatoriale de l'est du Congo nous avons eu l'occasion de rassembler des données sur la reproduction de ces animaux. Puisque le but principal n'était pas axé sur ce problème nous n'avons pas pris en considération les femelles allaitantes ni l'état reproducteur des mâles et nos résultats sont uniquement basés sur les femelles gravides. Chaque utérus a été fixé dans l'alcool et examiné en distinguant les œufs fécondés (nodules) et les embryons. Les observations écologiques et les résultats des piégeages seront analysés ultérieurement. La région explorée est située en forêt équatoriale à une altitude de 800 m où le terrain est assez vallonné (2° 10' S; 28° 40' E). Des renseignements sur cette région et une étude sur les mammifères ont été publiés ailleurs (RAHM, 1966 et 1967).

Pour les Muridés des piégeages de routine ont été effectués durant toute une année pendant 15 jours par mois dans trois biotopes différents: 1. Le long des ruisseaux dans des ravins en forêt primaire; 2. Sur des collines en forêt primaire loin de l'eau; 3. Dans des plantations indigènes abandonnées couvertes d'une végétation secondaire. Nous avons démontré par des études préliminaires que les espèces peuvent varier selon ces trois biotopes (RAHM, 1966). En ce qui concerne les Sciuridés, ceux-ci ont été piégés et capturés pour nous par les indigènes. Nous avons ainsi obtenu durant une année (février 1968-janvier 1969) un total de: 1220 Muridés (16 espèces) dont 423 femelles adultes; 1276 Sciuridés (6 espèces) dont 635 femelles adultes et 81 Soricidés dont 23 femelles adultes. En calculant le pourcentage des femelles gravides pour chaque mois nous obtenons un graphique qui peut être comparé avec celui de la pluviométrie (fig. 1). Le graphique A représente la pluviométrie de la région étudiée, le graphique B résume le pourcentage par mois des femelles gravides pour les deux espèces le plus fréquentes de Sciuridés (*Funisciurus anerythrus* et *Tamiscus emini*), dans le graphique C le pourcentage par mois de toutes les femelles gravides des Muridés est représenté (toutes les espèces des trois biotopes ensemble). Chez les Sciuridés il y a des femelles

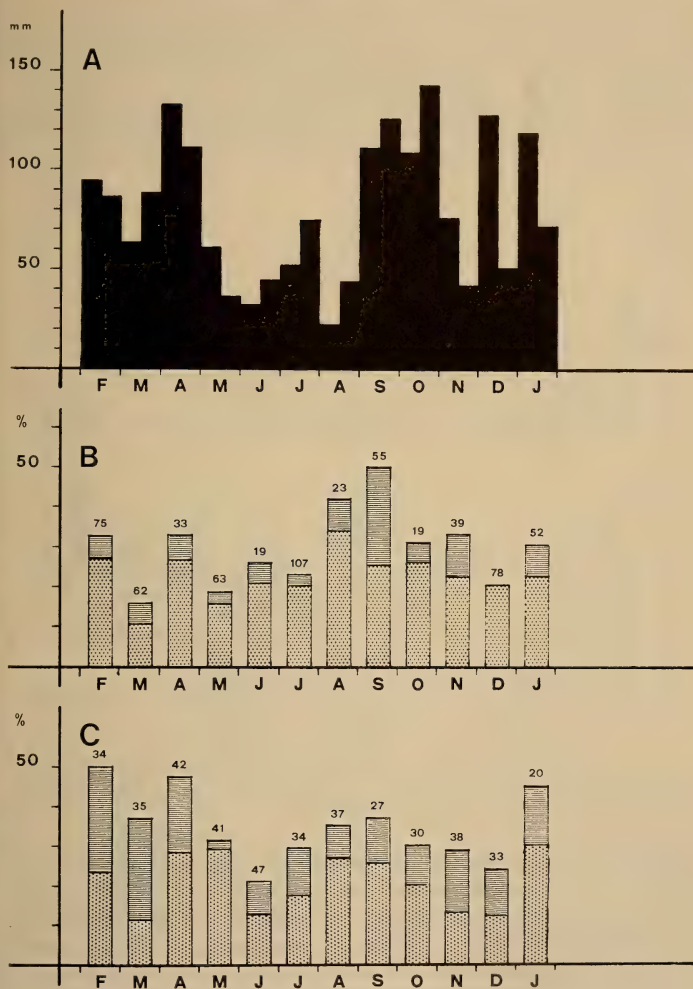


FIG. 1.

A) Pluviométrie par quinzaine en mm (févr.-déc. 1968, janv. 1969); B) *Funisciurus anerythrus* et *Tamiscus emini*, pourcentage des femelles gravides par mois; C) Muridés (toutes les espèces), pourcentage des femelles gravides par mois.

Chiffres au-dessus des colonnes: nombre de femelles examinées; en pointillé: embryons; en hachuré: œufs fécondés.

gravides pendant toute l'année et la pluviosité n'a qu'une influence peu prononcée sur la reproduction. Un maximum de femelles portantes existe vers la fin de la saison sèche et au début des pluies. La légère diminution des pluies en mars et en novembre-décembre semble également exercer une influence. Nous retrouvons une image semblable chez les Muridés. Le nombre le plus petit de femelles gravides

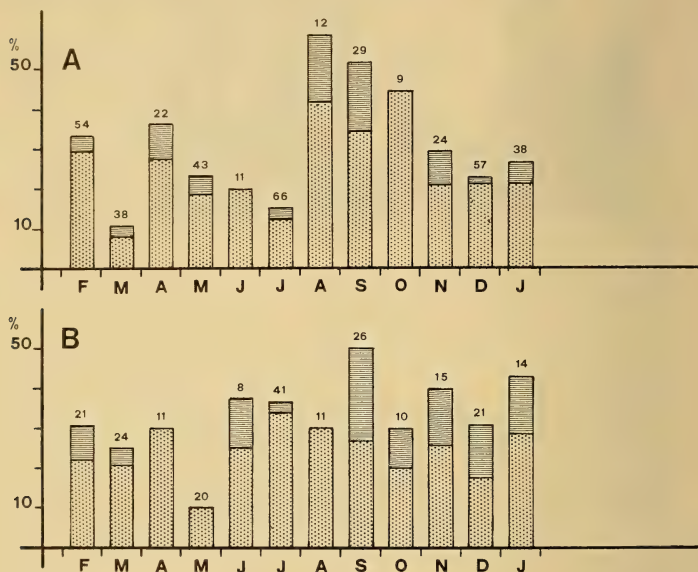


FIG. 2.

A) *Funisciurus anerythrus*; B) *Tamiscus emini*. Pourcentage des femelles gravides par mois. Les chiffres au-dessus des colonnes: nombre de femelles examinées. En pointillé: embryons; en hachuré: œufs fécondés.

est présent au mois de juin et il y a également une légère diminution en mars et en décembre. Par contre le plus haut pourcentage de femelles gravides chez les Muridés est situé aux mois de décembre et janvier avec une deuxième pointe en avril. Les Sciuridés ont donc leur point de reproduction au début de la saison des pluies, les Muridés vers la fin de la saison des pluies. Cette corrélation entre les saisons et la reproduction est uniquement convaincante si nous réunissons, comme nous l'avons fait, les données de toutes les espèces. Si on examine espèce par espèce cette corrélation est beaucoup moins nette ou fait même défaut suivant l'espèce. Il doit donc y avoir d'autres facteurs que la pluviosité qui interviennent. JEWELL et OATES (1969) et DELANY et NEAL (1969) présumant, sans le démontrer,

que peut-être le régime alimentaire, c'est-à-dire la présence ou le manque de certains aliments peut jouer un rôle.

Les Sciuridés : Quand on examine chaque espèce séparément on remarque chez *Funisciurus anerythrus* un minimum d'embryons en juillet et un accroissement très brusque en août. Chez *Tamiscus emini* les femelles gravides sont beaucoup plus régulièrement répartis au cours de l'année (fig. 2). Cette différence dans

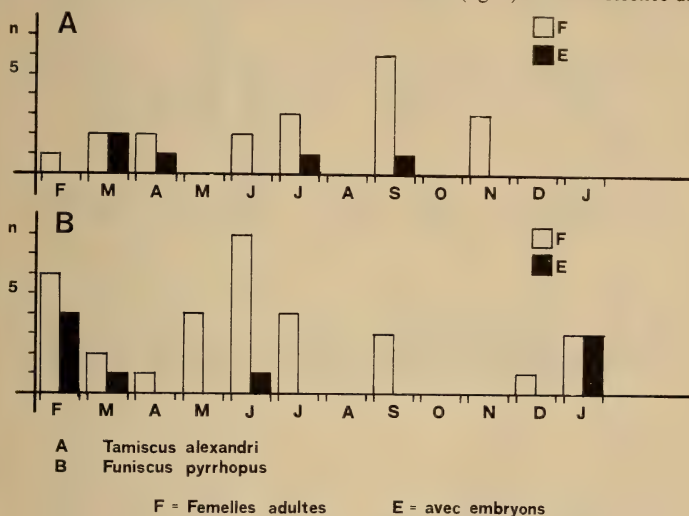


FIG. 3.

A) *Tamiscus alexandri*; B) *Funisciurus pyrhopus*.

En blanc: nombre de femelles adultes; en noir: femelles gravides.

le cycle reproductif des deux espèces est d'autant plus difficilement explicable qu'ils habitent le même biotope, c'est-à-dire les plantations abandonnées. Mais *Funisciurus* est un animal plutôt terrestre, tandis que *Tamiscus* fréquente les arbustes et les petits arbres. D'après les analyses stomacales *Tamiscus* est plus insectivore que *Funisciurus* et les deux mangent d'avantage durant les mois de mai à décembre. Les deux espèces se nourrissent de manioc mais *Funisciurus* en mange particulièrement beaucoup pendant les mois de décembre jusqu'en avril. Le pourcentage des autres plantes, tubercules et fruits consommés varie également, même parfois de mois en mois. Nos données sur les Sciuridés qui habitent la forêt primaire ne sont pas suffisantes pour en tirer des conclusions. La figure 3 représente les femelles adultes (en blanc) de *Tamiscus alexandri* et de *Funisciurus pyrhopus* obtenues par mois et le nombre des gravides parmi celles-ci (en noir).

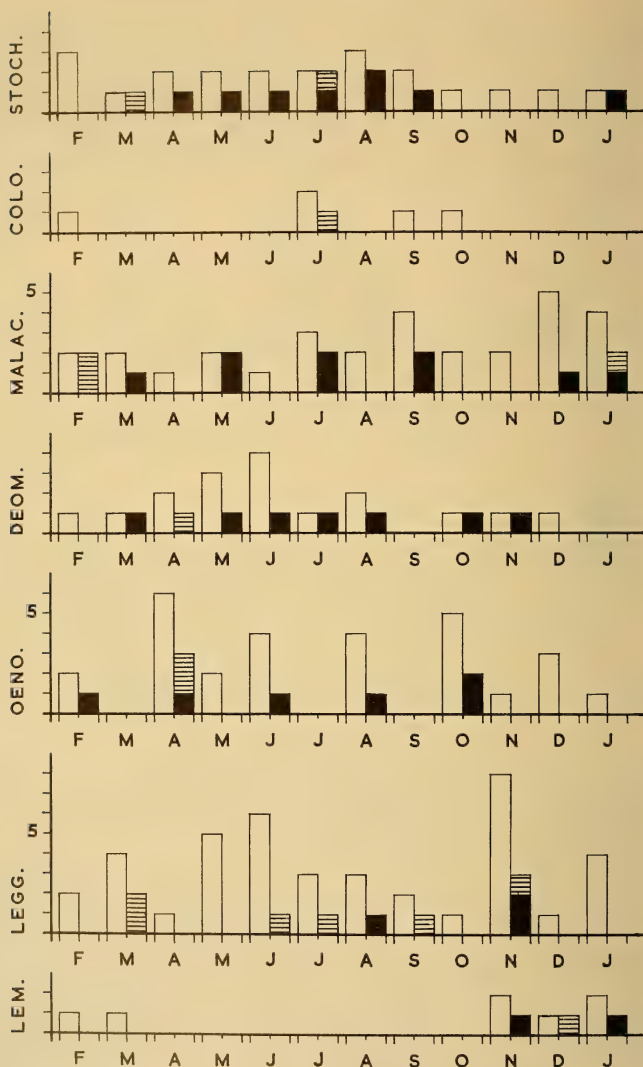


FIG. 4.

Nombre de femelles adultes par mois (en blanc); femelles avec des embryons (en noir); femelles avec des œufs fécondés (en hachuré).

Stoch.: *Stochomys*; Colo.: *Colomys*; Malac.: *Malacomys*; Oeno.: *Oenomys*; Leggs.: *Leggadina minutoides*; Lem.: *Lemniscomys*.

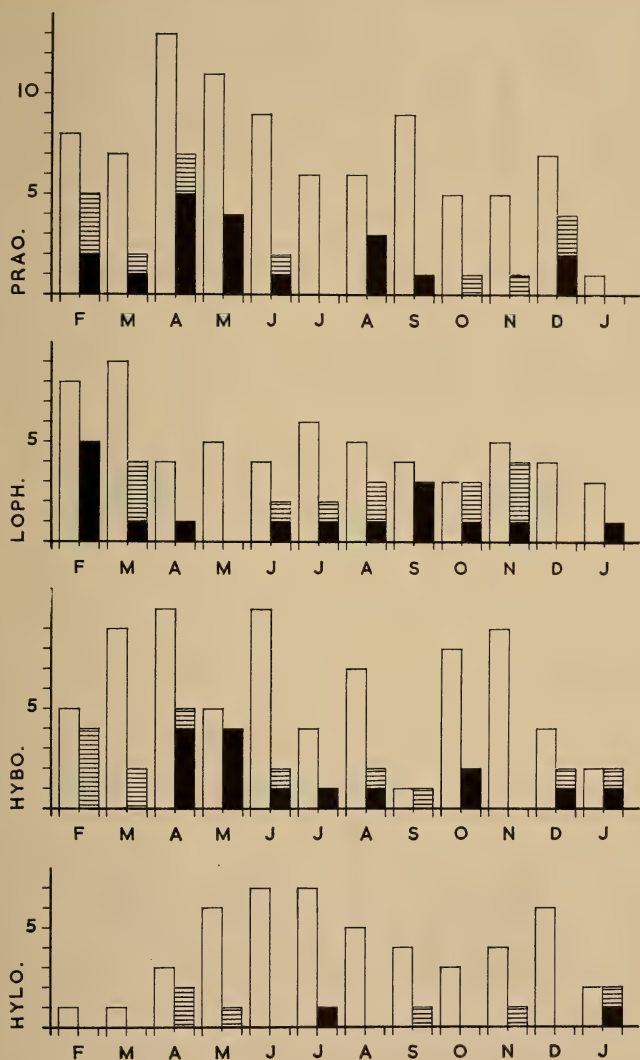


FIG. 5.

Nombre de femelles adultes par mois (en blanc); femelles avec des embryons (en noir); femelles avec des œufs fécondés (en hachuré).

Prao.: *Praomys*; Loph.: *Lophuromys aquilus*; Hybo.: *Hybomys*; Hyo.: *Hylomyscus alleni*.

Les Muridés : Quand on examine espèce par espèce chez les Muridés en ce qui concerne les femelles gravides par mois, une corrélation avec les saisons est difficile à trouver chez plusieurs espèces (figs. 4 et 5). Dans les deux figures les graphiques représentent le nombre de femelles adultes capturées par mois et celle qui avaient des œufs fécondés ou des embryons. Chez *Praomys* et *Hybomys* on trouve un maximum de femelles portantes en avril et mai. Chez d'autres espèces comme *Malacomys* la reproduction a lieu pendant toute l'année, mais avec un rythme bimensuel. *Deomys* se reproduit apparemment pendant toute l'année. Il est très probable que le régime alimentaire intervient là-dedans et nous possédons déjà quelques indications intéressantes à ce sujet. L'examen stomacal chez *Deomys* a révélé que ce rongeur se nourrit presque exclusivement de termites. Puisque ces insectes sont présent en grand nombre pendant toute l'année, *Deomys* n'a pas de périodes creuses concernant sa nourriture. Un autre fait frappant existe chez les espèces *Praomys jacksoni*, *Lophuromys aquilus* et *Hybomys univittatus*. Ces trois Muridés habitent aussi bien la forêt primaire que les anciennes plantations. *Praomys* et *Hybomys* sont avant tout végétariens, *Lophuromys* est omnivore. Dans le graphique figure 6 nous avons réunis les trois espèces mais nous avons représenté séparément les spécimens provenant de la forêt et ceux des plantations. Chez les femelles provenant de la forêt primaire la majorité était gravide en février jusqu'en mai, ce qui correspond à la fin de la saison des pluies. Pendant la saison sèche de juin jusqu'en août il n'y avait qu'une femelle avec des embryons. Chez les espèces venant des plantations abandonnées par contre nous avons trouvé en juin, juillet et août pratiquement autant de femelles portantes que pour les autres mois. Il existe donc pour une même espèce une périodicité pour la reproduction ou bien pas de variations saisonnières suivant le biotope dans lequel les animaux vivent. Puisque les deux biotopes en question reçoivent la même précipitation, la pluviosité ne peut pas être le facteur déterminant. Il est très probable que le régime alimentaire, c'est-à-dire les aliments disponibles, intervient dans ce cas. Nous savons par expérience que dans cette région la grande majorité des arbres forestiers ont leur fructification vers la fin de la saison des pluies (février-mai) et que pendant cette période le sol de la forêt est couvert de fruits. Les Muridés vivant dans les plantations abandonnées se nourrissent avant tout de fruits, tubercules et graines provenant des plantes cultivées qui produisent pendant toute l'année (bananes, arachides, manioc, riz, patates douces, palmier à huile).

En se basant sur ces résultats nous pouvons conclure d'une façon générale qu'il n'est guère possible pour le moment d'établir une règle générale pour la périodicité de la reproduction des mammifères forestiers. Il est quasi certain qu'au moins chez quelques mammifères le régime alimentaire et les aliments disponibles jouent un rôle important (espèces frugivores, insectivores, omnivores). Il serait hautement souhaitable de poursuivre des études analogues dans d'autres

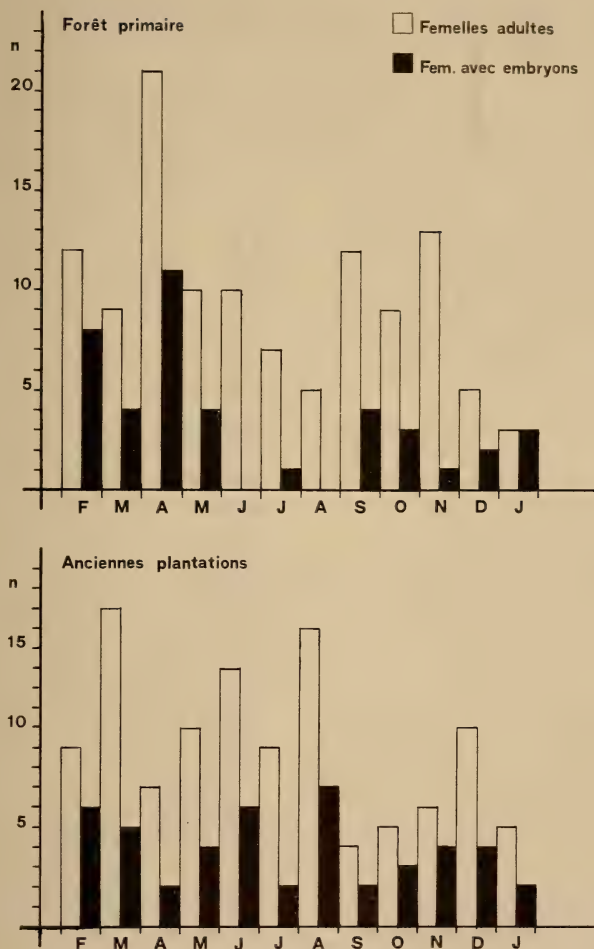


FIG. 6.

Praomys, *Lophuromys* et *Hybomys*. Femelles adultes capturées par mois (en blanc); femelles gravides (en noir). En forêt primaire et dans les anciennes plantations.

régions forestières en Afrique et de prendre en considération également d'autres facteurs qui pourraient intervenir (température, luminosité, phases de la lune etc.).

NOMBRE DE JEUNES PAR PORTÉE

En ce qui concerne le nombre de jeunes par portée chez les Muridés de l'Afrique centrale, nous trouvons quelques indications fragmentaires dans les travaux de MISONNE (1963), ANSELL (1960), HATT (1940) et DELANY et NEAL (1966).



FIG. 7.

Nombre de jeunes par portée.

Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre de femelles gravides examinées.
Carrés noirs: moyenne; carrés noirs + carrés blancs: nombre le plus élevé de jeunes par portée.

Dans le tableau, figure 7, qui résume nos résultats nous avons également inclus les données que nous avons obtenu jadis durant d'autres piégeages. Les chiffres entre () indiquent le nombre de femelles gravides examinées. Les carrés noirs symbolisent la moyenne des jeunes par portée, les carrés blancs plus les carrés

noirs donnent le nombre le plus élevé de jeunes par portée que nous avons constaté. Bien entendu le nombre de femelles pour certaines espèces est statistiquement trop faible mais pour certains rongeurs comme p. ex. *Lophuromys luteogaster* et *Thamnomys venustus kemp*i aucune indication n'a été publiée jusqu'à présent. Le nombre de jeunes par portée publié par les auteurs précités correspond aux nôtres. Il est intéressant à constater que les espèces forestières ont normalement un nombre moins élevé de jeunes que les espèces de savane. Des représentants typiques de la forêt sont: *Lophuromys luteogaster*, *Thamnomys venustus kemp*i, *Deomys ferrugineus*, *Lophuromys woosnami*, *Colomys goslingi*, *Stochomys longicaudatus*, *Hybomys univittatus*, *Hylomyscus alleni*. Les genres *Otomys* et *Tachyoryctes* qui ont également un nombre de jeunes peu élevé et qui habitent des terrains dégagés du type savane, mènent une vie souterraine. *Lophuromys aquilus* et *Praomys jacksoni* sont ubiquistes et ils vivent aussi bien en forêt qu'en savane. *Malacomys* et *Hylomyscus* sont des espèces forestières chez lesquelles le nombre de petits par portée est assez élevé. *Pelomys*, *Leggada*, *Lemniscomys*, *Mastomys*, *Oenomys*, *Thamnomys dolichurus*, *Dasymys* et *Dendromus* sont des représentants typiques des savanes. Parmi eux *Oenomys*, *Lemniscomys striatus* et *Leggada minutoides* sont des « Kulturfolger » qui envahissent le long des routes et des terrains cultivés la forêt équatoriale. Il est intéressant à constater que chez ces espèces de savanes avec un nombre élevé de jeunes, celui-ci ne diminue pas en milieu forestier.

Chez les Sciuridés le nombre de jeunes par portée était le suivant: *Tamiscus emini* (61 femelles gravides): 90,2% avec un embryon, 9,8% avec deux embryons. *Funisciurus anerythrus* (77 femelles gravides): 83,2% avec un embryon, 16,8% avec deux embryons. Egalement chez les autres espèces (*Tamiscus alexandri*, *Protoxerus stangeri*, *Funisciurus pyrrhopus* et *Heliosciurus*) le nombre de femelles avec un embryon était plus élevé et nous n'avons jamais trouvé plus que deux jeunes par portée.

SUMMARY

The results of a one year study of the reproductive activity of some *Muridae* and *Sciuridae* living in the rain forest of the Eastern Congo are given. The results are based on the presence of embryos. When the percentage per month of the pregnant females of all species of *Muridae* or *Sciuridae* is taken together, a correlation between the breeding activity and rainfall is visible. When species by species is examined such a correlation may or may not exist. The possible influence of the different food habits of these rodents and of the seasonal food-supply is discussed. In the same species the breeding activity during the year can be different depending on the habitat in which this same species lives (primary rain forest or abandoned native plantations). The number of young per litter is summarized in figure 7 (black squares = average litter size; black + white squares = highest number of embryos found).

RÉSUMÉ

On donne les résultats d'une année d'étude de l'activité reproductrice de certains *Muridae* et *Sciuridae* de la forêt humide du Congo oriental. Ces résultats sont basés sur la présence d'embryons dans les femelles. Si l'on compare mois par mois les pourcentages de femelles gestantes, toutes les espèces de *Muridae* et *Sciuridae* prises ensemble, il apparaît une corrélation entre l'activité reproductrice et la saison des pluies. Si on examine les espèces séparément, cette corrélation n'est pas évidente. On discute l'influence possible des différents modes de nutrition de ces rongeurs et de la fluctuation saisonnière de la nourriture. Chez une même espèce l'activité reproductrice peut différer selon l'habitat (forêt humide primaire ou plantations indigènes abandonnées). Le nombre des jeunes par portée est récapitulé dans la figure 7 (carrés noirs = portées moyennes; carrés noirs + blancs = nombre maximum d'embryons).

BIBLIOGRAPHIE

- ANSELL, W. F. H. 1960. *Mammals of Northern Rhodesia*. Government Printer, Lusaka.
- BRAMBELL, F., W. ROGERS and D. H. S. DAVIS. 1941. *Reproduction of the Multimammate Mouse (Mastomys erythroleucus Temm), of Sierra Leone*. Proc. Zool. Soc. London 11, Ser. B.: 1-11.
- CHAPMAN, B. M., R. F. CHAPMAN and I. A. D. ROBERTSON. 1959. *The growth and breeding of the Multimammate Rat, Rattus (Mastomys) natalensis in Tanganyika Territory*. Proc. Zool. Soc. London 133: 1-9.
- COETZEE, C. G. 1965. *The breeding season of the multimammate mouse Praomys (Mastomys) natalensis in the Transvaal Highveld*. Zoologica Afr. 1: 29.
- DELANY, M. J. and B. R. NEAL. 1969. *Breeding seasons in rodents in Uganda*. J. Reprod. Fert., Suppl. 6: 229-235.
- DIETERLEN, F. 1967. *Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-Gebietes (Congo)*. Teil I, Zeitschr. f. Säugetierkunde 32: 1-44.
- HANNEY, P. 1965. *The Muridae of Malawi (Africa: Nyasaland)*. J. Zool. 46: 577-633.
- HAPPOLD, D. C. D. 1966. *Breeding periods of rodents in the Northern Sudan*. Rev. Zool. Bot. Afr. 74 (3-4): 357-363.
- HATT, R. T. 1940. *Lagomorpha and Rodentia other than Sciuridae, Anomaluridae and Idiuridae, collected by the Amer. Mus. Congo Expedition*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 76: 457-604.
- JEWELL, P. A. and J. F. OATES. 1969. *Breeding activity in Prosimians and small rodents in West Africa*. J. Reprod., Suppl. 6: 229-235.
- MISONNE, X. 1963. *Les rongeurs du Ruwenzori et des régions voisines*. Explor. Parque Nat. Albert, 2^e série 14.
- PIRLOT, P. L. 1954. *Pourcentage de jeunes et période de reproduction chez quelques rongeurs au Congo Belge*. Ann. Mus. Congo, Tervuren, Misc. Zool. Schouteden: 41-46.
- RAHM, U. 1966. *Les Mammifères de la forêt équatoriale de l'est du Congo*. Ann. Mus. Royal Afr. Centr., Tervuren, Sci. Zool. 149: 39-121.
- 1967. *Les Muridés des environs du lac Kivu et des régions voisines*. Rev. suisse Zool. 74: 439-519.

N° 44. **F. Baud**, Lausanne. — Le développement post-embryonnaire de deux Diptères Musidoridés: *Musidora furcata* Fall. et *M. lutea* Panz. (Avec 3 figures et 1 table dans le texte)

Les Musidoridés, anciennement Lonchoptéridés, ont retenu l'attention de plusieurs auteurs tout particulièrement par le fait qu'une espèce, *Musidora furcata* Fall., est un cas de parthénogénèse thélytoque constante, tandis que les autres formes du groupe sont bisexuées (GUÉNIN et STOCKER, 1961; DE MEIJERE, 1900 et 1906; STALKER, 1958; VANDEL, 1938). En effet, cette espèce n'est représentée que par des femelles et les quelques mâles des collections qu'on lui attribue sont taxonomiquement controversés; le réceptacle séminal des individus s'est révélé toujours vide de spermatozoïdes; enfin, la seule tentative d'élevage qui a été entreprise jusqu'ici a produit uniquement des femelles. En-dehors de ces données, les caractéristiques biologiques de cette espèce de même que celles des autres représentants du genre, n'ont pas été précisées: ces insectes, vivant cachés dans les herbes hautes et denses des prés humides, ne se prêtent guère à l'observation. Seules les possibilités d'élevage en laboratoire devaient favoriser l'étude. Le présent travail apporte quelques résultats relatifs au développement postembryonnaire de la forme parthénogénétique et d'une espèce voisine, bisexuée, *Musidora lutea* Panz.

Les techniques d'élevage qu'avaient utilisées GUÉNIN et STOCKER, bien que satisfaisantes à certains égards, ne permettaient pas d'assurer une succession régulière de générations. Les nombreux essais entrepris ont permis de retenir la technique suivante: le milieu est maintenu à $20^{\circ} \pm 2$, une température plus élevée bloquant la ponte et devenant rapidement létale; l'humidité relative est saturée; les larves et les adultes, microphages, sont nourris d'aliments à base de levures, d'extrait de foie en poudre et de glucose; les récipients d'élevage sont l'objet d'une propreté rigoureuse, les animaux étant très sensibles à la présence de moisissures. C'est ainsi qu'il a été possible de suivre plus de dix générations de *M. furcata*.

La durée totale du développement, à l'encontre des observations préliminaires de GUÉNIN et STOCKER, se révèle statistiquement différente pour les deux espèces en question: elle est de 42 jours pour *lutea* et de 40 jours pour *furcata*. De plus elle présente pour celle-ci une dispersion plus grande que pour celle-là, ce que révèle déjà le simple examen de la figure 1, et que corroborent les calculs. Les deux insectes subissent chacun sept mues dont les stades qu'elles délimitent ont des temps moyens qui sont rapportés dans la table 1. Le développement de *M. lutea* est quelque peu plus lent du stade 3 au stade 6 que celui de *M. furcata*.

TABLE 1

Durée des stades exprimée en jours

Stades	<i>Furcata</i>	<i>Lutea</i>
1	3 — 4	3 — 4
2	3 — 4	3 — 4
3	3 — 4	4 — 5
4	3 — 4	4 — 5
5	4 — 5	5 — 6
6	6 — 7	7 — 8
7 (pupe)	7 — 8	7 — 8

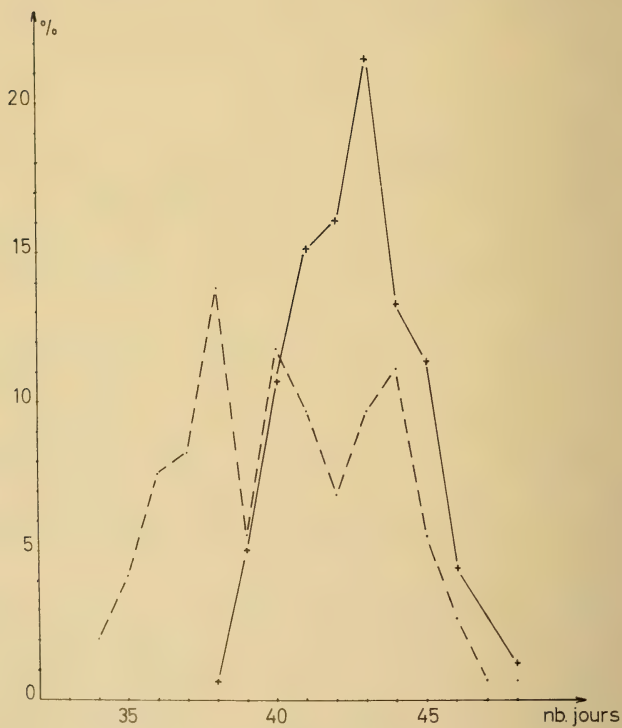


FIG. 1.

Durée du développement larvaire en % du nombre d'individus total
 (*M. lutea* en traits pleins — ; *M. furcata* en tirets - - - -)

En tenant compte de la durée du développement embryonnaire qui s'effectue en 3 jours chez *furcata* et en 4 chez *lutea*, et du mois qui sépare la mue imaginale des premières pontes, il est possible d'obtenir de quatre à cinq générations par an, ce qui a été réalisé pour *furcata* pendant trois années, l'élevage de *lutea* ayant été abandonné plus tôt vu le moindre intérêt qu'il présentait.

Le taux de mortalité des individus en cours de développement est relativement peu élevé pour *lutea*, étant légèrement inférieur à 10 %. L'espèce parthénogénétique

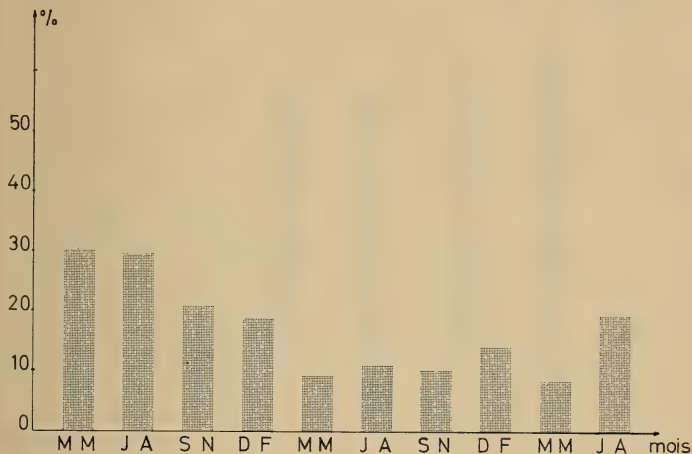


FIG. 2.

Taux de mortalité larvaire saisonnière chez *M. furcata* durant trois ans.

se montre plus fragile, surtout aux stades 4 et 5; les pertes atteignent en moyenne près de 20%. Il est à relever que la létalité se manifeste particulièrement pour les deux formes pendant les mois d'hiver (fig. 2 et 3). Il s'agit là vraisemblablement d'un phénomène inhérent au cycle annuel de ces insectes indépendant des conditions du milieu. En effet les femelles prises dans la nature à cette saison et mises en élevage, se révèlent peu fécondes et une faible portion des œufs subissent un développement complet.

Ces quelques données montrent que les Musidoridés constituent un matériel favorable à des études expérimentales, particulièrement pour l'analyse des conséquences génétiques qu'entraîne la reproduction par parthénogénèse. La forme bisexuée de comparaison qui a été retenue n'est peut-être pas très heureuse, n'étant pas à certains égards très proche de *furcata*. On sait que cette dernière, par exemple, possède une garniture chromosomique $2N = 4$ alors que la première

a pour formule $2N = 6$ (GUÉNIN et STOCKER, 1961). Mais il en est de même pour *M. tristis* Meig. et *M. fallax* de Meijere qui présentent le nombre chromosomique de *lutea*. De plus, les tentatives d'élevage des autres représentants du groupe se sont avérées jusqu'à présent sans succès.

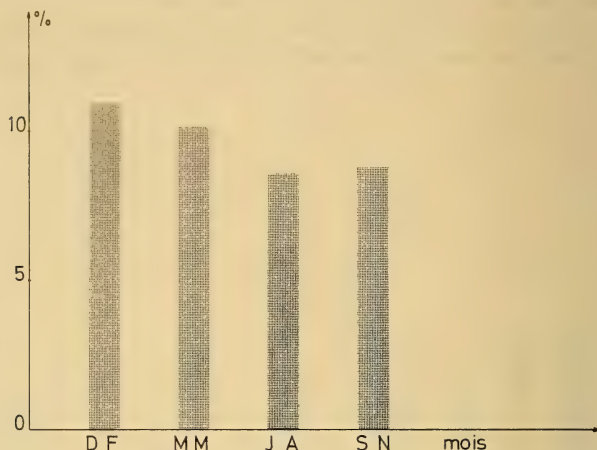


FIG. 3.

Taux de mortalité larvaire saisonnière chez *M. lutea* durant un an.

GUÉNIN, H. A. et B. STOCKER. 1961. *Quelques caractéristiques biologiques et cytologiques de deux Diptères du genre Musidora: M. lutea* Panz. et *M. furcata* Fall., l'une bisexuée et l'autre parthénogénétique. *Rev. suisse Zool.*, 61: 193-196.

DE MEIJERE, J. C. H. 1900. *Ueber die Larven von Lonchoptera*. *Zool. Jahrb. (syst.)*, XIV: 87-132.

— 1906. *Die Lonchopteren des palaarktischen Gebietes*. *Tijdschr. Ent.* 49:1

STALKER, H-D. 1956. *On the evolution of parthenogenesis in Lonchoptera (Dipt.)*. *Evolution*, 10: 345-359.

VANDEL, A. 1938. *La parthénogénèse géographique III. Sur quelques cas de parthénogénèse géographique observés chez les Diptères*. *Travaux de la Station zoologique de Wimereux*, 13: 691.

N° 45. — **François Privat.** — Modifications du comportement de nutrition de *Tilapia rendalli*, après ablation de la zone dorsale téléncéphalique, dans différentes conditions de température et de luminosité. ¹ (Avec 6 figures)

Laboratoire d'Anatomie et de Physiologie comparées de l'Université de Genève.

INTRODUCTION

Le rôle du téléncéphale des poissons a fait l'objet de nombreuses investigations; depuis les recherches de DESMOULINS (1825), de MAGENDIE (1838) et de FLOURENS (1842), bien des années se sont écoulées durant lesquelles beaucoup d'expérimentateurs démontrèrent que ni les fonctions de locomotion, ni celles de l'équilibre ou celles de la posture n'étaient altérées par l'ablation du téléncéphale.

Cet organe paraissait avoir peu d'utilité...

VULPIAN (1886) remarqua pourtant une certaine asthénie consécutive à la lobotomie frontale des téléostéens, mais, à la suite d'autres expériences, il revint sur ses premières affirmations, qui pourtant étaient fondées.

Ces dernières décades, le nombre des informations relatives à un rôle extra olfactif du cerveau antérieur des poissons s'est considérablement accru, bien que les recherches se fassent encore de manière quelque peu désordonnée.

KUMAKURA (1928) relève l'importance du téléncéphale dans le comportement grégaire de *Carassius*; HOSCH (1931) fait des constatations correspondantes sur *Phoxinus laevis*. NOBLE (1936) explique le déficit des poissons opérés, dans leur comportement, grégaire, par leur incapacité de tourner ou de changer de direction en même temps que le banc auquel ils sont incorporés.

BERWEIN (1941) observe que des vairons opérés acceptent dans leur banc des poissons de taille supérieure à la leur, ce qui n'est pas le cas en temps normal.

Une certaine inertie consécutive à l'absence de téléncéphale ressort des travaux de KOLDOV (1962) qui remarque une lenteur manifeste dans l'apprentissage des sujets opérés. ARONSON (1967) voit dans le cerveau antérieur des poissons un centre énergétique non spécifique, en relation avec des régions cérébrales inférieures. Le test des barres de JANZEN (1932) confirmerait ce point de vue.

A côté de l'aspect « énergétique » de la fonction du téléncéphale des téléostéens, certains auteurs ont relevé quelques relations avec la photosensibilité que l'on supposerait localisée essentiellement dans les lobes optiques.

TIMKINA (1965) trouve des réponses EEG obtenues à la surface du Tectum modifiées par la strichninisation du téléncéphale ou par l'excitation du tractus olfactif.

BERNSTEIN (1959) constate que le poisson rouge privé de télencéphale répond encore à l'intensité de la lumière, mais plus à sa longueur d'onde... Le noyau géniculé étant innervé à la fois par le tractus optique (via fasciculus dorsomédialis) et par le fasciculus médialis telencephali serait impliqué dans la vision de la couleur pour WARNER (1931).

Dès lors, on peut se demander si, en respectant les zones proprement olfactives du télencéphale, mais en supprimant les autres, on provoquerait des modifications du comportement de nutrition, celui-ci dépendant partiellement de facteurs thermiques, photiques et sociaux (PRIVAT 1970).

MATÉRIEL

Huit populations de *Tilapia rendalli* sont formées, comprenant chacune quatre individus, le poids moyen d'une population étant de 200 gr.

La moitié de ces populations est opérée (voir technique opératoire).

Chaque population est placée dans un bac standard de 100 cm de long; 34 cm de large et 43 cm de haut; contenant 130 litres d'eau.

Cette dernière est à courant très lent et chauffée à température constante, au niveau thermique nécessité par le programme expérimental.

Le fond des bacs est garni de quelques centimètres de quartz fin, une des parois est vitrée, permettant l'observation du comportement.

L'éclairage est fourni par une rampe de quatre tubes néon blancs de 40 watts chacun. Ils sont allumés automatiquement de sept heures à dix neuf heures.

La nourriture est donnée dans des mangeoires standard (voir PRIVAT, 1970), elle est constituée de *Lactuca scariola*.

MÉTHODES

L'éthogramme général est relevé tout au long de l'expérimentation.

L'« indice de consommation » (volume de nourriture absorbé par rapport au poids de la population, multiplié par 100) est mesuré chaque jour.

Les séries expérimentales se font par paires de population, l'une lobectomisée, l'autre normale.

Elles comprennent des niveaux thermiques de 18°, 24°, 28°; pour chacun de ces niveaux, un éclairage constant est appliqué 23 jours consécutivement, (après une période d'acclimatation), de 40 watts, 80 watts, 120 watts, 160 watts.

Technique opératoire:

1. Le poisson est paralysé au Ms 222 à 1:5000.
2. Dès la cessation des mouvements operculaires, l'animal est pesé, mesuré et marqué; on l'enveloppe dans un linge mouillé et on le place sur le chassis opératoire (fig. 1).

3. La bouche est fermée par un élastique et le corps maintenu de même, entre deux bandes d'éponge artificielle imbibées d'eau, par une fixation postérieure au niveau de l'extrémité de la nageoire dorsale, et une fixation antérieure au niveau de la naissance de cette nageoire.
4. Au scalpel, une calotte, comprenant la peau et les muscles sous-jacents est détachée, au niveau du crâne, depuis un millimètre en arrière des narines jusqu'à huit millimètres en arrière des yeux. On prend soin de laisser la calotte

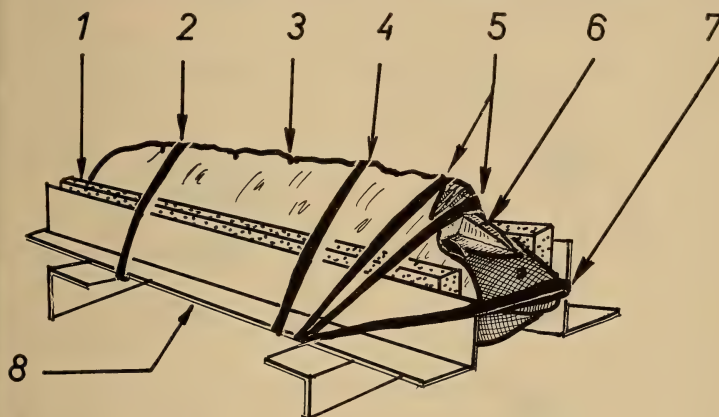


FIG. 1.

Dispositif opératoire: 1) Eponge, 2) fixation caudale, 3) lingette humide, 4) fixation antérieure, 5) fixation de la calotte, 6) Région opérée, 7) fixation buccale.

rattachée au corps en arrière, elle est relevée et maintenue par un élastique, dégageant le crâne.

5. La surface de l'os est découpée avec une fraise circulaire de 5/10 de mm montée sur un trépan de dentiste. L'os est attaqué frontalement pour commencer, puis latéralement. Le volet osseux ainsi obtenu est extirpé avec des pinces d'horloger extra fines.
6. La plaie est soigneusement lavée à l'eau courante puis les méninges sont aspirées par un microtubule relié à une trompe à vide. L'encéphale est alors visible, on distingue les bulbes olfactifs, le téléencéphale et une partie du mésencéphale.
7. Avec des ciseaux à iridectomie on sectionne la partie dorsale téléencéphalique, à gauche, puis à droite.

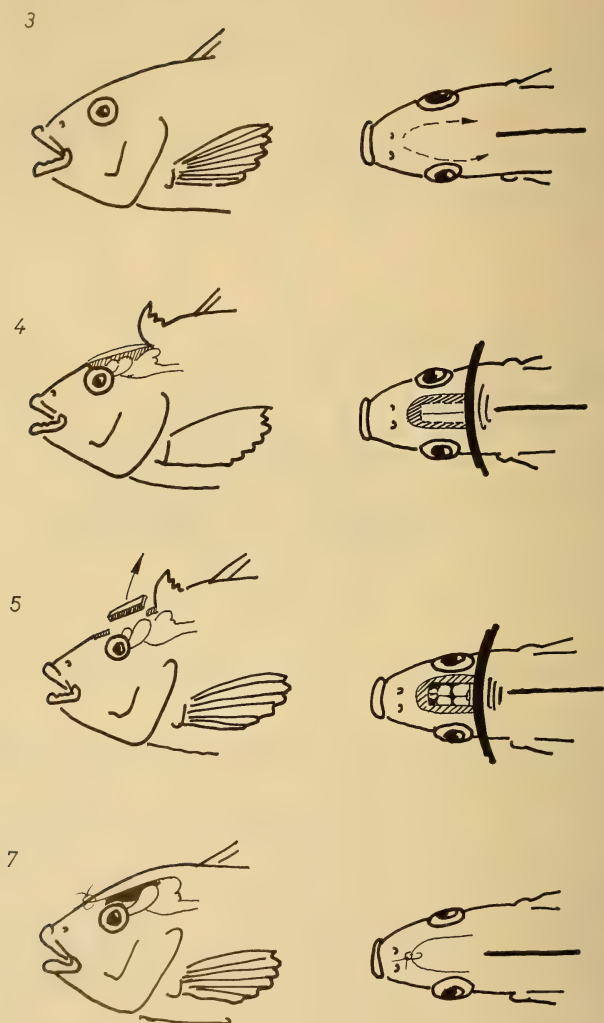


FIG. 2.

Technique opératoire (voir description dans le texte.)

8. La calotte de chair est rabattue sur la plaie et fixée par un point de suture au « supramide 004 introduit par une aiguille chirurgicale courbe.
9. Le poisson est surveillé jusqu'à ce qu'il ait repris ses réflexes de posture. En cas d'arrêt respiratoire, un massage délicat provoque l'ouverture rythmique des opercules et les mouvements spontanés de ceux-ci reprennent généralement peu après.

RÉSULTATS

Température 18°

Eclairciment	Indice de consommation moyen pour les populations:		
		Normaux	Opérés
40 watts	X =	35,788	10,785
	σ =	19,318	9,613
80 watts	X =	30,713	16,454
	σ =	16,104	15,146
120 watts	X =	21,666	24,565
	σ =	9,195	10,329
160 watts	X =	31,315	22,876
	σ =	13,364	10,576

Température 24°

40 watts	X =	58,636	25,437
	σ =	19,318	14,647
80 watts	X =	84,761	60,179
	σ =	34,258	13,586
120 watts	X =	109,047	92,240
	σ =	29,658	27,942
160 watts	X =	91,841	86,084
	σ =	20,619	24,640

Température 28°

40 watts	X =	69,650	60,562
	=	16,998	28,917
80 watts	X =	62,008	99,033
	=	31,266	22,890
120 watts	X =	118,121	151,190
	=	31,077	44,667
160 watts	X =	115,454	140,178
	=	33,229	53,983

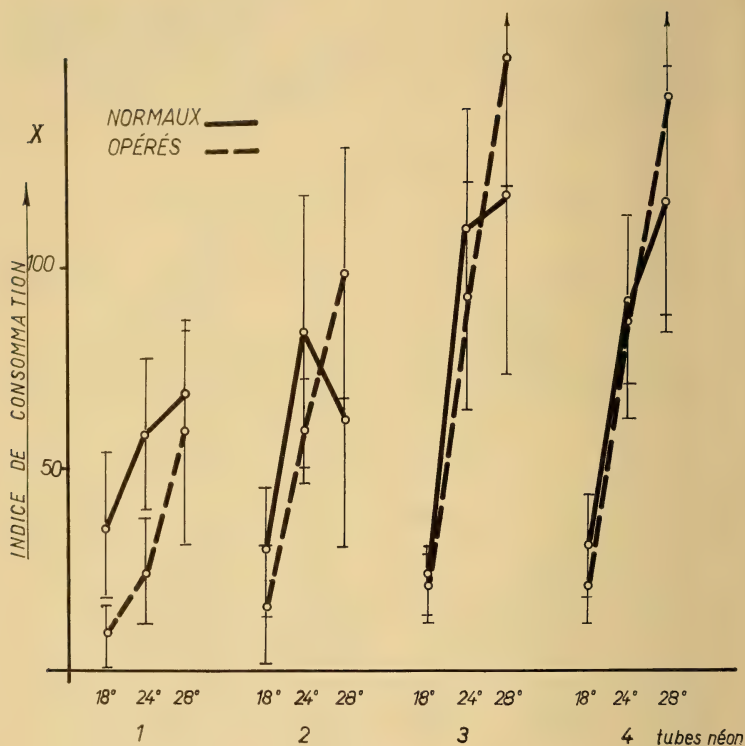


FIG. 3.

Indice de consommation en fonction de la luminosité.

ANALYSE DES RÉSULTATS

 1. *Analyse statistique de variance : en fonction de la luminosité pour une température donnée.*

Température	Type de population	Signification des différences
18°	Normale	Non significatives: $f = 2,491^{\circ}$
	Opérés	Signification globale: $f = 6,654^{***}$ » » inter-lux sauf pour 40-120 et 120-160
24°	Normale	Signif. globale: $f = 11,658^{***}$ Signif. inter-lux
	Opérés	Signif. globale: $f = 36,691^{***}$
28°	Normale	Signif. globale: $f = 20,506^{***}$ Signif. inter-lux sauf pour 120-160
	Opérés	Signif. globale: $f = 20,772^{***}$ Signif. inter-lux

 2. *Analyse statistique de variance : en fonction des réactions à la luminosité des populations opérées et normales.*

Température	Luminosité	Signification des différences
18°	40 watts	Significatives: $f = 17,722^{***}$
	80 watts	Signif.: $f = 10,445^{**}$
	120 watts	Pas signif.: $f = 0,824^{\circ}$ (mais tendances inverses)
	160 watts	Signif.: $f = 4,660^{*}$
24°	40 watts	Signif.: $f = 30,926^{***}$
	80 watts	Signif.: $f = 8,452^{**}$
	120 watts	Pas signif.: $f = 3,231^{\circ}$
	160 watts	Pas signif.: $f = 0,610^{\circ}$
28°	40 watts	Pas signif.: $f = 1,393^{\circ}$
	80 watts	Signif.: $f = 18,424^{***}$
	120 watts	Signif.: $f = 7,016^{*}$
	160 watts	Pas signif.: $f = 2,890^{\circ}$

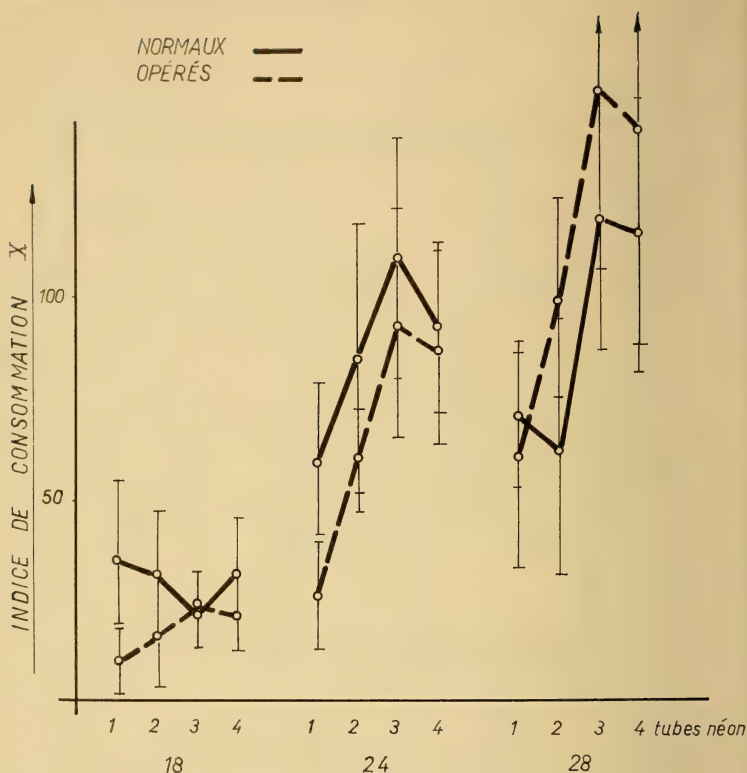


FIG. 4.

Indice de consommation en fonction de la température.

DISCUSSION DES RÉSULTATS

On voit que la sensibilité à la lumière a augmenté avec la lobectomie.

Si l'on examine la différence de comportement entre opérés et normaux, par analyse de variance, on trouve que celles-ci sont particulièrement nettes pour 18° où les courbes (fig. 4) sont inversées.

A 24° les courbes de l'indice de consommation sont parallèles, ayant tendance à se confondre pour de fortes intensités lumineuses.

A 28° les courbes d'abord inverses deviennent parallèles, mais cette fois, ce sont les opérés qui ont l'indice de consommation le plus fort.

Il y a donc bien un frein qui fait défaut à la suite de l'ablation de la zone dorsale téléncéphalique.

Parmi les facteurs de motivation, (behaviour determinants) MORGANE (1961) distingue avec raison les facteurs proprement motivationnels des facteurs métaboliques.

Les premiers auraient leur régulation située dans les noyaux amygdaliens pour les mammifères (ROBINSON et MISHKINS, 1962). Leur excitation pourrait freiner ou même inverser le comportement de nutrition.

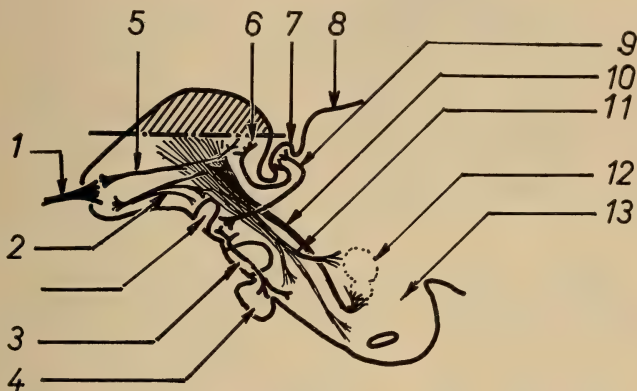


FIG. 5.

Coupe sagittale schématique des voies nerveuses téléncéphaliques: (d'après SEGAAR) 1) *Nervus olfactorius*, 2) *Tractus olf. med.*, 3) *Commissure ant.*, 4) *hypophyse*, 6) *Tractus olfacto habenularis*, 7) *Ggl. Habenulae*, 8) *Tectum opticum*, 9) *Tractus praeoptico — habenularis*, 10) *Fasciculus medialis hémisph.*, 11) *Fasciculus lateralis hémisph.*, 12) *Rotundus complex*, 13) *Hypothalamus*.

Les déficits de comportement dus à des lésions de cet organe s'exprimeraient par l'absence d'inhibition pour des réponses inadéquates.

Pouvons-nous imaginer que le fait d'être dans une eau très chaude, par forte luminosité, donc près de la surface des nappes d'eau, soit nocif pour les cichlidés ?

On pourrait répondre affirmativement, cependant les descriptions de RUWET (1961) sur les colonies de Tilapia du lac Lufira semblent être en contradiction avec cette hypothèse; d'autre part, SCHNITZLEIN (1968) attribue à la région ventro-latérale du téléncéphale un rôle analogue à celui des noyaux amygdaliens. Si cette vue est justifiée, notre intervention chirurgicale passe largement au dessus de cette zone (fig. 5).

Pour ARONSON par contre (1968) l'hippocampe serait le siège d'un processus inhibiteur qui filtrerait les stimuli inadéquats et les stimuli non renforcés. Si les localisations décrites par SCHNITZLEIN s'avèrent exactes, l'opération que nous avons pratiquée toucherait bien cette zone (fig. 6).

D'après les résultats obtenus, nous sommes enclins à penser que nous avons effectivement supprimé une régulation de ce type.

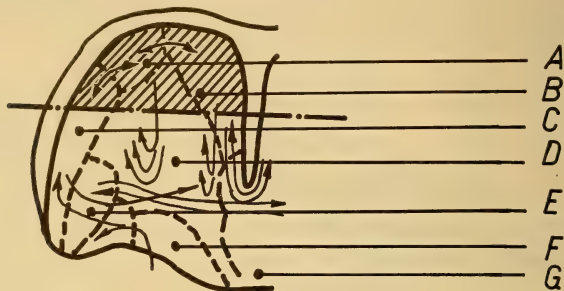


FIG. 6.

Principales zones du cerveau antérieur des poissons (d'après SCHNITZLEIN), coupe frontale schématisée. A) *Pallium prim.*, B) *Hippocampe*, C) *Aire pyriforme*, D) *Striatum*, E) *Amygdale lat. et cortico-med.* F) *Tubercule olfactif*, G) *Aire préoptique*.

RÉSUMÉ

Le rôle du télencéphale des téléostéens est encore mal connu; il semble avoir, en plus de ses fonctions d'intégrateur des stimuli olfactifs, un rôle énergétique non spécifique pour plusieurs types de comportement.

Il semble également impliqué dans certaines formes de stimuli photiques et son ablation amène des troubles du comportement social. Le comportement de nutrition dépendant, en dehors des facteurs métaboliques, de facteurs thermiques, photiques et sociaux, on a tenté de montrer que l'ablation de la zone dorsale télencéphalique amènerait un changement dans le comportement de nutrition. Les résultats tendent à confirmer cette hypothèse en exprimant une sensibilité accrue des populations de poissons opérés pour l'intensité de la lumière.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Rolle des Vorderhins der Knochenfische ist noch wenig bekannt; es scheint, zusätzlich zu seinen Funktionen als Integrator lofaktorischer Reize, eine unspezifische energetische Rolle für mehrere Verhaltensweisen zu spielen.

Es scheint ebenfalls im Zusammenhang mit Lichtreizen eine Bedeutung zu haben und seine Entfernung verursacht Störungen im sozialen Verhalten.

Nachdem das Ernährungsverhalten, abgesehen von Stoffwechselfaktoren, von Temperatur-, Licht- und Sozialfaktoren abhängt, ist man geneigt anzunehmen, dass die Entfernung der dorsalen Zone des Vorderhirns eine Änderung im Ernährungsverhalten bedingen dürfte. Die Ergebnisse scheinen diese Hypothese zu bestätigen indem sie eine erhöhte Empfindlichkeit für die Lichtintensität bei operierten Fischen zeigen.

SUMMARY

The role of the telencephalon in Teleostean fishes is still poorly known; In addition to its functions as an integrator of olfactive stimuli, it seems to have a non specific energetic role in various types of behaviour. It seems also to be involved in some forms of photic stimuli and its ectomy brings about troubles of the social behaviour.

Since the feeding behaviour is dependant, besides metabolic factors, on thermal, photic and social factors, it has been attempted to show that the ectomy of the dorsal telencephalic region would bring about a change in the feeding behaviour. The results seem to confirm this hypothesis by demonstrating a higher sensitivity of populations of operated fishes to light intensity.

BIBLIOGRAPHIE

- ARONSON, L. R. 1967. *Forebrain function in téléost fishes*. Trans. N.Y. Acad. Sci. ser. 2,29, (4): 360-396.
- 1968. *Function of the teleost forebrain. The central nervous system and fish behaviour*. Ed. Ingle, Univ. of Chicago Press.
- BERNSTEIN, J. J. 1961. *Loss of hue discrimination in forebrain ablated fish*. Exp. Neurol. 3: 1-17.
- BERWEIN, M. 1941. *Beobachtungen und Versuche über das gesellige Leben von Elritzen*. Z. vergleich. Phys. 28: 402-420.
- DESMOULINS, A. 1825. *Anatomie des systèmes nerveux des animaux vertébrés appliquée à la physiologie et à la zoologie*. Mequignon-Marvis, Paris.
- FLOURENS, P. 1842. *Recherches expérimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux*. Tiré de SEGAAAR 1965.
- HOSCH, L. 1936. *Untersuchungen über Grosshirnfunktionen der Elritze und des Gründlinds*. Zool. Jahr. Abt. Allgem. Zool. Physiol. Thierr. 57: 57-98.
- JANZEN, W. 1932. *Untersuchungen über Grosshirnfunktionen des Goldfisches*. Zool. Jahr. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tierre. 52: 591-628.
- KHOLDOV, Y. A. 1962. *Simple and complex food obtaining conditioned reflexes in normal fish and in fish after removal of the forebrain*. Proc. Inst. Nerv. Act. Phys. 5: 194-201.
- KUMAKURA, S. 1928. *Versuche an Goldfischen, denen beide Hemisphären des Grosshirns extirpiert worden waren*. Nagoya J. Med. Sci. 3: 19-24. Tiré de ARONSON 1968.
- MAGENDIE, S. 1838. *Précis élémentaire de physiologie*. Scte. Typ. Bruxelles. Tiré de SEGAAAR 1965.

- MORGANE, P. J. 1961. *Distinct "feeding" and "hunger" motivating systems in the lateral hypothalamus of the rat.* Science 133: 887:888.
- NOBLE, G. K. 1936. *Function of the corpus striatum in the social behaviour of fishes.* Anat. rec. 64, suppl. 34.
- PRIVAT, F. 1970. *Contribution à l'étude du mode de nutrition de Tilapia rendalli.* Rev. suisse Zool. T. 77, n° 3.
- ROBINSON, B. W. and M. MISHKINS. 1962. *Alimentary responses evoked from forebrain structures in Macaca Mulatta.* Science 136: 260-262.
- RUWET, J. C. 1961. *Contribution à l'étude des problèmes piscicoles du lac de retenue de la Lufira.* Fondat. de l'Univ. de Liège pour les recherches scient. au Congo et Ruanda-Urundi. Ed. Fulreac.
- SCHNITZLEIN, H. N. 1968. *Introductory remarks on the telencephalon of fishes.* Ed. Ingle Univ. Chicago Press.
- SEGAAR, J. 1965. *Behavioural aspects of degeneration and regeneration in fish brain.* Progr. In brain research. Vol. 14. Elsevier Amsterdam.
- TIMKINA, M. I. 1965. *Relationship between different sensory systems in bony fish.* Zh. Vyssh. Nerv. Delat. Pavlov. 15: 927. In Aronson 1968.
- VULPIAN, A. 1886. *Sur la persistance des mouvements volontaires chez les poissons osseux à la suite de l'ablation des lobes cérébraux.* C. R. Acad. Sci. Paris 102: 1526-1530.
- WARNER, I. H. 1931. *The problem of the color vision in fishes.* Quart. Rev. Biol. 6: 329-348
-



PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & C^{le}, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30.—
18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68 —

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte

Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK
APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches

Fr. 300.—

COLLEMBOLENFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen

Fr. 24.—

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

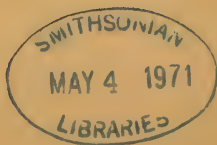
TOME 77 — FASCICULE 3

	Pages
N° 30. A. AESCHLIMANN, W. BÜTTIKER, P. A. DIEHL, G. EICHENBERGER, R. IMMLER et N. WEISS. Présence d' <i>Ixodes trianguliceps</i> (Birula, 1895) et d' <i>Ixodes apronophorus</i> (Schulze, 1924) en Suisse (Ixodoidea; Ixodidae). (Avec 2 figures)	527-536
N° 31. S. V. BOLETZKY und M. V. V. BOLETZKY. Das Eingraben in Sand bei <i>Sepiolo</i> und <i>Sepietta</i> (Mollusca, Cephalopoda). (Mit 6 Textabbildungen)	536-548
N° 32. P. S. CHEN und R. BÜHLER. Isolierung und Funktion des Sexpeptids bei <i>Drosophila melanogaster</i> . (Mit 3 Textabbildungen)	548-554
N° 33. C. MERMOD. Domaine vital et déplacements chez <i>Cerastes vipera</i> (L.) et <i>Cerastes cerastes</i> (L.) (Reptilia, Viperidae). (Avec 3 figures, 4 planches et 1 table)	555-562
N° 34. André MEYLAN. Caryotypes et distribution de quelques <i>Pitymys</i> européens (Mammalia, Rodentia). (Note préliminaire). (Avec 7 figures dans le texte)	562-575
N° 35. H. NYDEGGER und H. STADLER. Effekte von Phenylthiocarbamid (PTC) auf die Entwicklung von Mäusen. (Mit 3 Abbildungen und 4 Tabellen)	575-587
N° 36. H. STADLER und R. WEBER. Autoradiographische Untersuchungen über die Frühwirkung von Thyroxin auf die RNS-Synthese im Gehirn von <i>Xenopus</i> larven. (Mit 4 Textabbildungen)	587-596
N° 37. Anne DROIN, Verena UEHLINGER et JACQUELINE REYNAUD. Une mutation létale récessive, « bt » (bent tail) chez <i>Xenopus laevis</i> Daudin. (Avec 10 figures et 1 tableau)	596-603
N° 38. F. Römer. Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flugtonhöhe beim Schwärmen von <i>Chironomus plumosus</i> L. (Mit 4 Textabbildungen und 1 Tabelle)	603-616
N° 39. B. LANZREIN und M. LÜSCHER. Experimentelle Untersuchungen über die Degeneration der Prothorakaldrüsen nach der Adulthäutung bei der Schabe <i>Nauphoeta cinerea</i> . (Mit 4 Textabbildungen)	616-620
N° 40. R. WILHELM und M. LÜSCHER. Über die Reifung transplanterter Oocyten unter verschiedenen Bedingungen bei der Schabe <i>Nauphoeta cinerea</i> . (Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle).	621-624
N° 41. Robert MATTHEY. L'« éventail robertsonien » chez les <i>Mus</i> (Leggada) africains du groupe <i>minutoides-musculoides</i> . (Avec 2 figures)	625-635
N° 43. U. RAHM. Note sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo. (Avec 7 figures)	635-646
N° 44. F. BAUD, Lausanne. Le développement post-embryonnaire de deux Diptères Musidoridés: <i>Musidora furcata</i> Fall. et <i>M. lutea</i> Panz. (Avec 3 figures et 1 table dans le texte)	647-650
N° 45. François PRIVAT. Modifications du comportement de nutrition de <i>Tilapia rendalli</i> , après ablation de la zone dorsale télencéphalique, dans différentes conditions de température et de luminosité. (Avec 6 figures)	651-662

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES
DE LA
SOCIÉTÉ SUISSE DE ZOOLOGIE
ET DU
MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE
DE GENÈVE

GENÈVE
IMPRIMERIE KUNDIG
DÉCEMBRE 1970



REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 77 — FASCICULE 4

Rédaction

EMILE DOTTRENS

Directeur honoraire du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

VILLY AELLEN

Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

EUGÈNE BINDER

Conservateur principal au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

Administration

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE

1211 GENÈVE 6

PRIX DE L'ABONNEMENT DÈS 1970:

SUISSE Fr. 155.—

UNION POSTALE Fr. 160.—

(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées

à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*,

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Les fondements de la taxonomie des *Strigeata* La Rue (Trematoda: Strigeida)

par

Georges DUBOIS

APERÇU HISTORIQUE

Le premier essai de classification remonte à la fin du XIX^e siècle. G. BRANDES (1890), dans son ouvrage intitulé « Die Familie der Holostomiden », divise ce groupe bien délimité en trois sous-familles: les *Diplostomeae* (avec les représentants des genres *Diplostomum* Brand., 1888 nec Nordm., 1832, — qui tombe comme homonyme, — et *Polycotyle* Will.-Suhm), les *Hemistomeae* (réunissant les espèces attribuées à *Hemistomum* Dies.) et les *Holostomeae* (avec le genre *Holostomum* Rud. e. p. (sic), au lieu de Nitzsch).

Les bases de cette classification sont reprises, modifiées et complétées par G. R. LA RUE (1926a) dans la Synopsis qu'il établit pour la superfamille des *Strigeoidea* Railliet, 1919, avec la famille-type des *Strigeidae* Railliet et les sous-familles suivantes:

Strigeinae Railliet, 1919 (genre *Strigea* Abildgaard, 1790 [= *Holostomum* Nitzsch]);

Braunininae Wolf, 1903 (genre *Braunina* Heider, 1900);

Cyathocotylinae Mühling, 1898 (genres *Cyathocotyle* Mühling, 1896 et *Prohemistomum* Odhner, 1913);

Polycotylinae Monticelli, 1892 (genres *Polycotyle* Will.-Suhm, 1870, *Neodiplostomum* Railliet, 1919 [= *Diplostomum* Brandes, 1888 nec Nord-

mann, 1832], *Proalaria* gen. nov. [avec l'espèce-type *Hemistomum spathaceum* (Rudolphi) Diesing, 1850], *Crassiphiala* Van Haitsma, 1925 et *Paradiplostomum* gen. nov. [avec l'espèce-type *Diplostomum abbreviatum* Brandes, 1888]);

Alariinae Hall et Wigdor, 1918 (genres *Alaria* Schrank, 1788 [= *Hemistomum* Diesing, 1850 et *Conchosomum* Railliet, 1896] et *Pharyngostomum* Ciurea, 1922).

Dans cette Synopsis, les *Cyathocotylinae* et les *Braunininae* s'opposent aux autres sous-familles par la possession d'une poche du cirre. Les *Strigeinae* sont caractérisés par leur segment antérieur cupuliforme, contenant un « holdfast organ variously developed but always prominent ». La grande sous-famille des *Polycotylinae* réunit des parasites d'Oiseaux et de Reptiles, tandis que celle des *Alariinae* groupe ceux de Mammifères. La première s'oppose à la seconde par la forme de l'organe adhésif: « usually circular, bulbous or short elliptical, with a cavity » d'une part, « greatly elongated or cordate » d'autre part. *Proalaria* diffère de *Neodiplostomum* par la possession de « lateral suctorial cups or earlike appendages », et tous deux se distinguent d'*Alaria* par la distribution des follicules vitellogènes. Le genre *Crassiphiala* est provisoirement assigné aux *Polycotylinae*.

La sous-famille des *Strigeinae* devint le fief de L. SZIDAT (1929), dont la revision de l'ancien genre *Strigea* devait aboutir à l'érection des taxons *Parastrigea*, *Ophiosoma*, *Apatemon*, *Cardiocephalus*¹ et *Cotylurus* (en plus d'*Apharyngostrigea* déjà établi par CIUREA 1927).

L'étude des Diplostomes de Reptiles et d'Oiseaux du Musée de Vienne — dont la plupart furent recueillis au Brésil, par Natterer — devait nous convaincre (DUBOIS 1936b, 1937) de la nécessité de séparer nettement ces deux groupes de Vers, opposés par leur inféodation aux deux classes de Sauropsidés. Les premiers ont en possession exclusive une paraprostate dorsale, indépendante du canal éjaculateur ou auquel elle se réunit distalement, corrélativement avec des testicules invariablement sphériques ou ellipsoïdaux (jamais bilobés ou recourbés en fer à cheval, ni claviformes, ni lobés ou découpés en lobules, ni enroulés en circonvolutions). Il était donc indiqué de réunir les Diplostomes de Reptiles dans une nouvelle famille, pour laquelle nous proposons le nom de *Proterodiplostom(at)idae* (genre-type: *Proterodiplostomum* Dubois, 1936, avec l'espèce-type, *Diplostomum longum* Brandes, 1888). L'étude du système génital, dans ce taxon, a révélé une grande variabilité dans l'agencement et les connexions des conduits sexuels, qui fournissait, à elle seule, de nombreux indices permettant la différenciation des genres, en plus des caractères morphologiques habituellement considérés, notamment la distribution des follicules vitellogènes.

¹ Ce nom générique tombe comme homonyme de *Cardiocephalus* Broili, 1904 (Amphibia: Lepospondyli). Il est remplacé par *Cardiocephaloides* Sudarikov, 1959.

Dès lors, une classification plus complète et plus rationnelle pouvait être proposée (« Monographie des Strigeida » 1938, « Systématique des Strigeida » 1953), avec subdivision des sous-familles en tribus, d'après la répartition des vitellogènes dans le corps ou leur limitation à l'un de ses segments.

Enfin, H. R. MEHRA (1943, 1947) apportait une importante contribution à nos connaissances des Cyathocotylidés, en particulier par la revision des genres *Holostephanus* Szidat et *Cyathocotyle* Mühling, et par une discussion sur la classification de la famille, que SZIDAT (1936) avait déjà esquissée. En 1950, dans une adresse présidentielle prononcée devant l'Académie des Sciences, il expose ses vues sur l'évolution des Vers sanguicoles et des Trématodes strigéidiens, puis discute le problème de la phylogénie des *Strigeida* Poche (= sous-ordre *Strigeata* La Rue). Il y décrit le nouveau genre *Muhlingina*, dont il fait le type de la sous-famille des *Muhlinginae*.

L'intégration de la systématique du sous-ordre des *Strigeata* dans celle des « Trematoda, Digenea » fut effectuée par G. R. LA RUE (1957), tandis que YAMAGUTI (1958) en distribuait les taxons dans la mosaïque de son « Systema Helminthum », selon leur inféodation aux trois classes d'Amniotes.

A. Limites et définitions de l'ordre des *Strigeida* et du sous-ordre des *Strigeata*

L'ordre des *Strigeida* (La Rue, 1926) Odening, 1960 et 1961 nom. et char. emend. ¹ [= Ordo *Strigeatoidea* La Rue, 1926b et 1957 ex parte, subdivisions A I, II et III] s'inscrit dans la classe des *Trematoda* Rudolphi, 1808 ² et dans la sous-classe des *Malacobothridia* Burmeister, 1837 ³, laquelle comprend, selon

¹ Cette émendation se justifie, puisque LA RUE (1957, pp. 332, 333, 334 et 335) a proposé, pour les autres ordres, les noms nouveaux *Echinostomida* (plus correctement *Echinostomatida*), *Renicolida*, *Plagiorchiiida* et *Opisthorchiida*.

² Contrairement à l'opinion de BAER et EUZET (1961) qui séparaient les Monogènes des Digènes, STUNKARD (1963) plaide en faveur de l'intégrité et de la validité de la classe des Trématodes, en utilisant un argument propre au cas exceptionnel des Polystomes d'Amphibiens, dont les larves néoténiques sont digénétiques (mais non point les « larves normales »), et l'objection faite à propos du cycle de polyembryonie des Gyrodactyles, avec emboîtement des générations (von SIEBOLD 1849).

Nous partageons les vues de l'auteur américain, mais pour des raisons différentes, d'ordre morphologique, que nous exposerons ailleurs. Cette conception reprend la classification de BURMEISTER (1837, 1856), avec les deux groupes d'ecto- et d'endoparasites, nommés par ce dernier *Pectobothrii* et *Malacobothrii*.

Quant aux Aspidogastres (*Aspidobothrii* Burmeister, 1856), dont STUNKARD revise le statut (*op. cit.*) et dont les affinités avec les Digéniens sont reconnues par lui (1946, 1963) aussi bien que par BAER et JOYEUX (1961), la structure de l'appareil digestif et celle du disque adhésif les rapprocheraient des Monogènes, avec lesquels ils ont en commun le développement direct à l'intérieur de l'œuf et l'absence de métamorphoses larvaires. Ces faits sont encore en faveur du retour à l'unité de la classe des Trématodes, qui comprend d'une part les Monogènes ou *Pectobothridia* (monoxènes, à développement direct), d'autre part les *Malacobothridia* réunissant les Aspidogastres (mono- (?) ou dixènes, à développement direct) et les Digènes (hétéroxènes, à développement indirect, avec stades larvaires successifs résultant d'une germinogonie au sein du premier hôte).

³ Page 529: originellement *Malacobothrii*, et *Malacobothria* in BRAUN 1893.

STUNKARD (1963), les *Aspidobothrea* Burmeister, 1856¹, et les *Digenea* Van Beneden, 1858².

De son côté, LA RUE (1957) incluait les *Strigeatoidea* dans son superordre des *Anepitheliocystidia*³, dont les représentants sont caractérisés (de la cercaire au stade adulte) par une vessie excrétrice primitive, non remplacée par des cellules mésodermiques.

Ainsi éméndé, l'ordre des *Strigeida* comprend les sous-ordres *Strigeata* La Rue, 1926, *Clinostomata*(ta) Allison, 1943 et *Schistosomata*(ta) La Rue, 1926⁴. Ce taxon ordinal est défini par la diagnose suivante:

Trematoda: *Malacobothridia*: *Digenea*: *Anepitheliocystidia*: à miracidia assez grands (jusqu'à 200 μ), avec 2 paires de protonéphridies⁵ et 22 (ou 21 ?) plaques ciliées épidermiques disposées sur 4 rangs (6+9 (ou 8 ?) +4+3)⁶; à

¹ Page 252: originellement *Aspidobothrii*, et *Aspidobothria* in MONTICELLI 1888 (= *Aspidogastrea* Faust et Tang, 1935).

² Les *Aspidobothrea* et les *Digenea* devraient, en raison de l'immense horizon qu'occupent ces derniers, être élevés au rang de superordres. La hiérarchie des taxons subordonnés, telle qu'elle est conçue ici pour l'ordre des *Strigeida*, pourrait ainsi s'établir sur les degrés disponibles allant du sous-ordre des *Strigeata* aux diverses tribus.

³ En élevant les *Digenea* au rang de superordre et en abaissant les *Anepitheliocystidia* à celui de subsuperordre, on pourrait intégrer ces derniers dans la classification de STUNKARD.

⁴ STUNKARD (1963, table 1, p. 230) utilise la désinence *-oidea* pour les sous-ordres de Digéniens, alors que l'article 29 (Recommandation 29A) du Code International de Nomenclature Zoologique, adopté par le XV^e Congrès International de Zoologie et publié en 1961, recommande d'en faire usage pour les noms de superfamilles. Conformément à la tradition, il serait souhaitable de généraliser l'emploi de la terminaison *-ata* (plutôt que *-ina* qui paraît cependant plus logique: cf. nomenclature des Nématodes) pour les sous-ordres et celle de *-ida* pour les ordres, comme l'ont fait BAER et JOYEUX (1961) à propos des Digéniens.

⁵ Par opposition aux sous-ordres *Azygiata*, *Cyclocoelata* et *Brachylaimata* La Rue, 1957 (subdivisions BI, II et III), qui n'ont qu'une paire de protonéphridies. Il faut rappeler que ALLISON (1943), ULMER (1951a) et KAGAN (1952) n'ont pu détecter aucune flamme vibratile chez les miracidia de trois Brachylaemidés des genres *Leucochloridiomorpha*, *Postharmostomum* et *Neoleucochloridium*. (Ces miracidia sont très petits: 19-28/11-18 μ). LE ZOTTE (1954) n'en a point observé chez le miracidium de *Bivesicula hepsetia* Manter. Le nombre de protonéphridies reste encore inconnu dans les familles des Transversotrematidés, Fellodistomatidés et Bucéphalidés.

⁶ Les premiers dénombrements se résument dans la formule: 6+8+4+3 = 21: MATHIAS 1925, p. 38, pl. II, fig. 7 (*Strigea tarda* Steenstr. = *Cotylurus brevis* Dub. et Rsch); H. F. PRICE 1931, p. 700, pl. II, fig. 12 (*Schistosomatium douthitti* (Cort)); VAN HAITSMA 1931, p. 503 (*Diplostomum flexicaudum* (Cort et Brooks) = *D. spathaceum indistinctum* (Gub.)); FAUST et HOFFMAN 1934, p. 15, pl. I, fig. 7 (*Schistosoma mansonii* Sambon); HUNTER et HUNTER 1935, p. 277 (*Clinostomum marginatum* (Rud.)); TANG 1938, p. 424, pl. III, fig. 3 (*Schistosoma japonicum* Katsur.); ODLAUG 1940, p. 492, 494 (*Alaria intermedia* (Oliv. et Odlg) = *A. mustelae* Bosma); TANG 1941-1942, p. 31 (*Prosostephanus industrius* (Tub.)); HUGGHINS 1954, p. 9, fig. 7 (*Hysterothelasma triloba* (Rud.)); KHAN 1962, p. 82, fig. 17 (*Cyathocotyle bushiensis* Khan: 6+8+4+2); VOITKOVÁ 1966, p. 276, fig. 2 (*Holostephanus volgensis* (Sudar.)).

Des observations plus précises, à l'aide d'imprégnation au nitrate d'argent (méthode de Lynch, 1933), révélèrent l'existence d'une neuvième plaque dans le second rang, d'où la formule: 6+9+4+3 = 22: PARK 1936, p. 52, pl. XI, fig. 3-6 (*Neodiplostomum lucidum* = *Fibricola lucidus* (La Rue et Bosma)); CHANDLER 1942, p. 159, pl. I, fig. 5 (*Fibricola texensis* Chdl. = *F. cratera* (Bark. et Noll)); PEARSON 1956, p. 320, fig. 9 (*Alaria arisaemoides* Aug. et Uribe), avec fluctuation de la formule; 1961, p. 142, fig. 6, 9-11 (*Neodiplostomum intermedium* = *Fibricola intermedium* (Pears.)); DÖNGES 1964, p. 176, fig. 6-7 (*Posthodiplostomum cuticola* (Nordm.)); 1965, p. 5, fig. 3 (*Posthodiplostomum brevicaudatum* (Nordm.)); 1969, p. 122, fig. 1a-c (*Diplosto-*

furcocercaires avec tronc caudal élané, fourchons longs (Strigéates) ou courts (Clinostomes, Schistosomes), cellules glandulaires de pénétration pré-, para- ou postacétabulaires (céphaliques chez les Cyathocotylloides), système excréteur du type « Mesostoma » ou « Stenostoma »¹, avec canal caudal s'ouvrant à mi-longueur des fourchons ou à leur extrémité. Développement dans des sporocystes simples² (Strigéates, Schistosomes) ou des rédies (Clinostomes), dont la première génération est issue d'un sporocyste-mère résultant de la transformation régressive du miracidium³. Cycle évolutif à 2 hôtes (Schistosomes) ou 3 et parfois 4 hôtes (Clinostomes, Strigéates).

Le sous-ordre des *Strigeata*⁴ comprend les Digéniens parasites d'Amniotes (hôtes finaux), à corps généralement bisegmenté, muni d'un organe tribocytique ventral (appelé à tort « Haftorgan » ou « adhesive organ »), qui est une formation *sui generis* apparaissant au stade post-cercarial et dont la glande, dite protéolytique, provoque la digestion extra-intestinale de la muqueuse de l'hôte (BAER 1933). Le segment antérieur, muni de ventouses et souvent de pseudo-ventouses, assure la fixation du parasite et sa nutrition: grâce à sa structure particulière, en coupe, en cuiller ou en gouttière, il facilite l'acheminement des tissus liquéfiés vers la bouche et le pharynx. Le segment postérieur contient les gonades et l'appareil copulateur.

mum phoxini (Faust)); HARRIS, HARKEMA et MILLER 1967, p. 579, fig. 1 (*Diplostomum variabile* = *Didelphodiplostomum variabile* (Chdl.)).

Cependant L. D. WALL (1941a, p. 406; 1941b, p. 235, pl. II, fig. 16) n'aurait compté que 18 plaques épidermiques (6+6+4+2) sur les miracidia de *Spirorchis elephantis* (Cort) et *S. parvus* (Stunk.), tandis que HUNTER et HUNTER (1935, p. 268, pl. C, fig. 2) croyaient observer l'arrangement 6+6+6+3 = 21 plaques chez *Crassiphiala ambloplitis* = *Uvulifer ambloplitis* (Hugh.).

PEARSON (1956, p. 320) a constaté des variations du nombre des plaques ciliées chez *Alaria arisaemoides*: 6+9+4+3 (8 cas), 6+8+4+3 (3 cas), 6+10+4+2 (1 cas). Dans son travail de 1961 (p. 148), il croit justifié de généraliser la première de ces trois formules: « While it cannot be stated categorically, it seems likely that the formula 6:9:4:3 = 22 is the correct one and will be found throughout the strigate trematodes. Error in ascertaining the epidermal plate formula could arise by assuming that the plates of the second tier are arranged symmetrically in pairs about the mid-sagittal plane, whereas, in fact, there is a mid-ventral, unpaired plate. »

Chez un Cyclocoelide (*Ophthalmophagus nasicola* Witbg., YAMAGUTI (1940, p. 659) compte 18 plaques (« Zellen ») disposées en quatre zones: 6+6+4+2.

Quant aux *Brachylaemidae*, la distribution des plaques épidermiques (munies de cils relativement très longs) est fort différente: ALLISON (1943) en compte 3 antérieures et 3 postérieures (pl. I, fig. 5); ULMER (1951a) n'en observe que 3 en tout, dont une plus petite, localisée caudalement (pl. IV, fig. 33-34); KAGAN (1952) en décrit 5, dont 4 sur la face ventrale et une située dorso-caudalement (pl. I, fig. 12 et 20). Ces dispositions, très différentes, justifient l'idée d'éloigner cette famille des *Strigeida*, en dépit d'une certaine analogie des systèmes excréteurs au stade cercarial (ALLISON *op. cit.*, p. 151, 161).

¹ Cf. SEWELL 1922, p. 321.

² Les sporocystes des *Brachylaemidae* sont branchus, rameux.

³ Au contraire, le miracidium des Cyclocoelides (B II de la classification de LA RUE 1957) contient déjà une grosse rédie bien formée. Le stade sporocyste est sauté. Les formes larvaires successives sont emboîtées les unes dans les autres: cycle abrégé ou télescopé (cf. SZIDAT 1932 et STUNKARD 1934, pour *Typhlocoelum sisowi* (Skrjabin); JOHNSTON et SIMPSON 1940, pour *Cyclocoelum* (*Haematotrephus*) *jaenschi* J. et S.; TIMON-DAVID 1955, pour *Cyclocoelum* (*Hyptiasmus*) *elongatum* Harrah (syn. *Pseudhyptiasmus dollfusi* Tim.-Dav.)).

⁴ Sous-ordre correspondant à la supersuperfamille des *Strigeida* in POCHÉ 1926.

Les cercaires ont un tronc caudal élané et des fourchons allongés (« Longi-furcate Cercariae »). Le déroulement du cycle vital implique 3 ou 4 hôtes.

B. Taxonomie des *Strigeata*

La distribution systématique des *Strigeata* est la suivante:

Superfamilia STRIGEOIDEA Railliet, 1919 [= *Strigeides* Dubois, 1936]

Subsuperfamilia *Strigeoinea* Dubois, 1964 [= *Strigeines* Dubois, 1936]

Familia *Strigeidae* Railliet, 1919

Subfamilia *Strigeinae* Railliet, 1919

Tribus *Strigeini* Dubois, 1936

Tribus *Cotylurini* Dubois, 1936

Subfamilia *Duboisellinae* Baer, 1938

Subsuperfamilia *Diplostomatoinea* Dubois, 1964 [= *Diplostomines* Dub., 1936]

Familia *Diplostomatidae* Poirier, 1886

Subfamilia *Diplostomatinae* Monticelli, 1888

Tribus *Diplostomatini* Dubois, 1936

Tribus *Crassiphialini* Dubois, 1936

Tribus *Codonocephalini* Sudarikov, 1959

Subfamilia *Alariinae* Hall et Wigdor, 1918

Familia *Proterodiplostomatidae* Dubois, 1936

Supersubfamilia *Proterodiplostomatidi* Dubois, 1936

Subfamilia *Proterodiplostomatinae* Dubois, 1936

Tribus *Proterodiplostomatini* Dubois, 1951

Tribus *Massoprostatini* Dubois, 1951

Subfamilia *Polycotylinae* Monticelli, 1888

Supersubfamilia *Ophiodiplostomatidi* Dubois, 1936

Subfamilia *Ophiodiplostomatinae* Dubois, 1936

Tribus *Ophiodiplostomatini* nov.

Subfamilia *Proalarioidinae* Sudarikov, 1960

Subsuperfamilia *Bolbocephalodoinea* nov. [= *Bolbocephalodines* Dub., 1936]

Familia *Bolbocephalodidae* Strand, 1935

Subfamilia *Bolbocephalodinae* Dubois, 1936

Superfamilia CYATHOCOTYLOIDEA (Dubois, 1936) Nicoll, 1937

Subsuperfamilia *Cyathocotyloinea* nov.

Familia *Cyathocotylidae* Poche, 1926

Subfamilia *Cyathocotylinae* Mühling, 1898

Subfamilia *Muhlingininae* Mehra, 1950

Subsuperfamilia *Prohemistomatoinea* nov.

Familia *Prohemistomatidae* (Dubois, 1938) Sudarikov, 1961

Subfamilia *Prohemistomatinae* Lutz, 1935

Subfamilia *Prosostephaninae* Szidat, 1936

Subfamilia *Szidatinae* Dubois, 1938

Familia *Brauninidae* Bosma, 1931

Subfamilia *Braunininae* Wolf, 1903

C. Considérations sur les taxons subordonnés

I. Les *Strigeata* se divisent en deux superfamilles: les *Strigeoidea*, munis d'une bourse copulatrice, et les *Cyathocotyloidea*, qui possèdent une poche du cirre. Chez les premiers, le système excréteur de la cercaire comprend 2 troncs collecteurs latéraux, remontant jusqu'au niveau de la ventouse ventrale, où ils se divisent en un canal antérieur et un canal postérieur, avec ou sans commissure pré- ou postacétabulaire. Chez les seconds, ce système se compose de 4 troncs collecteurs latéraux: deux externes, réunis par une commissure postpharyngienne, — d'où se détache, à gauche et à droite, un canal récurrent avec branches antérieure et postérieure, — et deux internes, convergeant et confluant en un canal médian qui rejoint cette commissure en son milieu. Les cellules glandulaires de pénétration sont pré, para- ou postacétabulaires chez les cercaires de *Strigeoidea*; elles sont céphaliques (au niveau de l'organe antérieur et du pharynx) chez les *Cyathocotyloidea*.

II. Les subsuperfamilles se définissent essentiellement par la forme du segment antérieur et l'habitus de l'organe tribocytique.

Les *Strigeoinea* (« Holostomes » auct.) ont un segment antérieur cupuliforme, se fixant à la muqueuse comme une ventouse et abritant un organe tribocytique bilabié, qui surgit du fond de la coupe. Leur métacercaire est du type *Tetracotyle*.

Chez les *Diplostomatoinea* (« Diplostomes » et « Hémistomes » auct.), l'organe tribocytique a l'aspect massif d'un champignon ou d'une langue, saillant à la face ventrale du segment antérieur cochléariforme, spathacé ou spatulé. Leur métacercaire est du type *Diplostomulum*.

Le segment antérieur des *Bolbocephalodoinea* est bulbiforme, massif, développé à sa base en un bourrelet cupuliforme; il s'enfonce entièrement, comme un rostre,

dans la muqueuse de l'hôte, — ce qui explique l'absence de ventouse buccale et l'atrophie du tube digestif, réduit à un pharynx vestigial. L'organe tribocytique se développe en forme de lobe ventral, allongé transversalement et partiellement abrité dans la concavité du bourrelet basal. Leur métacercaire est inconnue.

Chez les *Cyathocotyloinea*, le corps est généralement indivis, massif, ovoïde ou piriforme; l'organe tribocytique apparaît extrêmement développé, cyathoïde et creusé d'une profonde cavité, s'élevant comme un cratère sur la face ventrale fortement saillante (*Cyathocotyle*) ou, au contraire, plus ou moins excavée (*Holostephanus*).

Les *Prohemistomatoinea* ont un corps ovale ou linguiforme, plan antérieurement et plus ou moins concave ventralement, parfois indivis mais le plus souvent indistinctement ou même distinctement bisegmenté, avec segment antérieur diplostomoïde ou marsupioïde, presque toujours plus grand que la partie postérieure appendiculaire. L'organe tribocytique présente un développement très variable: petit ou moyen, il reste confiné en arrière de la ventouse ventrale et s'ouvre par une fente médiane (*Mesostephanus*); massif et hypertrophié, il peut s'avancer jusqu'au niveau du pharynx (*Prostestephanus*)¹.

III. Sur le plan des familles, il faut opposer nettement les *Diplostomatidae* parasites d'Oiseaux et de Mammifères, aux *Proterodiplostomatidae* qui constituent un groupe primitif, inféodé aux Reptiles et caractérisé par la possession d'une paraprostate (glande prostatique indépendante du conduit génital mâle, par rapport auquel elle est toujours située dorsalement; elle est constituée par un réservoir tubulaire ou sacciforme, plus ou moins musculeux, entouré de cellules qui y déversent leur sécrétion et prolongé par un canal efférent).

Par contre, ce ne sont que des caractères morphologiques qui permettent de distinguer les *Prohemistomatidae* des *Brauninidae*, — ces derniers, parasites de Mammifères marins (Delphinidés), ayant un corps utriforme par le fait du grand développement du repli ventral latéro-postérieur, qui constitue une sorte de « manteau » enveloppant complètement l'organe tribocytique hypertrophié, cordiforme et massif (englobant la totalité des glandes génitales et l'utérus), et s'ouvrant à l'extrémité antérieure pour permettre la fixation du Ver.

IV. L'extension des vitellogènes dans les deux segments du corps ou leur confinement soit dans le segment antérieur, soit dans le segment postérieur, permettent la subdivision des *Strigeidae*, des *Diplostomatidae* et des *Proterodiplostomatidae* en sous-familles et en tribus. Cette distribution est d'autant plus importante à considérer pour les deux premières familles notamment, qu'elle

¹ L'étymologie de ces deux noms génériques fait allusion à la disposition des follicules vitellogènes en une couronne (en grec *stéphanos*) qui entoure la base de l'organe tribocytique, sans dépasser le niveau acétabulaire, ou se développe largement à son intérieur, jusqu'au voisinage de la ventouse buccale (LUTZ 1935).

enregistre pour ainsi dire dynamiquement les tendances adaptatives des parasites vis-à-vis de leurs hôtes. De plus, on peut généralement constater une relation entre ce caractère anato-mo-topographique et les modifications corrélatives que subit l'organe tribocytique. C'est pourquoi il nous semble possible d'établir pour ces Helminthes une *systématique biologique* fondée essentiellement sur la combinaison des caractères morphologiques dont il vient d'être question et des données statistiques relatives à la spécificité parasitaire.

Les *Strigeidae* et les *Diplostomatidae* sont inféodés aux deux classes de Vertébrés supérieurs. Les uns et les autres se sont adaptés aux Oiseaux et aux Mammifères. Les genres avicoles constituent les sous-familles *Strigeinae* et *Diplostomatinae*, caractérisées soit par une répartition des follicules vitellogènes dans les deux segments du corps (*Strigeini* et *Diplostomatini*), soit par leur retrait ou la tendance à la concentration dans le segment postérieur (*Cotylurini* et *Crassiphalini*). Dans tous les cas, l'organe tribocytique a un habitus normal.

Les *Strigeini*, dont les vitellogènes sont répartis dans les deux segments du corps, sont des parasites habituels de *Strigiformes* et de *Caprimulgi*, de *Falconiformes* et de *Ciconiiformes*, de *Passeriformes*, et plus rarement de *Coracii*, de *Cariamae* et de *Cuculi*; ils sont parasites secondaires d'*Anseres*, de *Lari* et de *Charadrii*, ou parasites occasionnels de *Galli* et de *Columbae*.

Les *Cotylurini*, dont les follicules sont confinés dans le segment postérieur ou tendent à l'être, sont adaptés essentiellement aux Oiseaux nageurs (*Anseres*, *Lari*, *Alcae*, *Colymbiformes*, *Podicipitiformes*, *Pelecaniformes* et *Sphenisciformes*) et aux Echassiers de marais et de rivages (*Charadrii* et *Ralloidea*); ils ne se trouvent que rarement chez les *Falconiformes* et les *Ciconiiformes*, occasionnellement chez les *Galli* et les *Columbae*.

Ainsi, l'évolution de ces deux tribus semble bien orientée par leur adaptation à deux groupes d'Oiseaux éthologiquement différents.

Si les *Diplostomatini*, avec leurs nombreux genres et espèces à glandes vitellogènes toujours réparties dans les deux segments du corps, sont tributaires de la plupart des Oiseaux, les *Crassiphalini*, caractérisés par la tendance au confinement de ces glandes dans le segment postérieur, s'inféodent essentiellement aux *Alcedines* et aux *Charadrii*; ils constituent donc un groupe très spécialisé¹.

¹ Distincte de ce groupe, la tribu des *Codonocephalini* Sudarikov, 1959, à vitellogènes confinés aussi dans le segment postérieur, ne comprend que le genre monotypique *Codonocephalus* Diesing, dont l'espèce *urniger* (Rudolphi, 1819) [syn. *C. mutabilis* Dies.], encapsulée chez des Grenouilles au stade métacercaire, représente en réalité un adulte immature. Une élévation de température suffit à en déclencher l'activité génitale (DOLLFUS, TIMON-DAVID et REBECQ 1956). L'hôte final est un Aridéide.

Par suite d'un phénomène de convergence, *Codonocephalus urniger* (Rud.) a toujours été considéré comme un Strigéin, dont le cycle devait comprendre un stade *Tetracotyle* (DOLLFUS et PATAY 1956). Or, K. NIEWIADOMSKA (1964) affirme qu'un tel stade ne se trouve pas dans son développement ontogénique. Contrairement à l'opinion des auteurs français, nous pensons que ce Ver doit être rattaché aux *Diplostomatinae* pour les raisons suivantes:

Quant aux Strigéides et aux Diplostomes inféodés aux Mammifères, ils appartiennent respectivement aux sous-familles des *Duboisiiellinae* et des *Alariinae*. On constate chez l'une comme chez l'autre que les follicules vitellogènes tendent à se retirer du segment postérieur pour s'accumuler dans le segment antérieur et surtout dans l'organe tribocytique qui, de ce fait, subit un allongement ou un élargissement souvent considérable chez les formes les plus évoluées. L'hypertrophie de cet organe retentit sur l'habitus du segment antérieur qui devient tubuliforme chez *Duboisiiella* Baer, spathacé chez *Alaria* Schrank, marsupiforme et très allongé chez *Procyotrema* Harkema et Miller, élargi et subcordiforme chez *Pharyngostomum* Ciurea.

Il est vrai, et H. R. MEHRA (1950) l'a admis, que cette relation entre un caractère anatomo-topographique, tel que la distribution des vitellogènes dans les segments du corps, et le caractère biologique d'adaptation à des hôtes spécifiques (spécificité néogénique) a sa valeur dans l'établissement des rapports entre les catégories inférieures du groupe-famille. Dans le détail, en ce qui concerne de plus petites subdivisions, elle doit aussi être interprétée, à notre avis, dans la perspective de cette systématique biologique dont nous parlions, si l'on accepte le compromis inévitable entre les deux modes de classier: celui qui prend comme critère le type d'organisation (classification horizontale ou statique) et celui qui recherche l'unité taxonomique dans le phylum (classification verticale ou phylétique).

Tel est le cas des « lignées évolutives », dont l'origine et le développement peuvent être précisés grâce à l'existence de formes transitionnelles. On en suivra deux chez les Alariens. La première, dite « fibricolienne », se dessine à partir d'une souche néodiplostomienne. Les espèces qui la jalonnent (*Fibricola sarcophilus* Sandars, *F. lucidus* (La Rue et Bosma), *F. intermedius* (Peason), *F. cratera* (Barker et Noll) = *texensis* Chandler, *F. minor* Dubois et *F. caballeroi* Zerecero), toutes inféodées à des Mammifères, manifestent les progrès d'une migration des follicules vitellogènes dans le segment antérieur, — les dernières espèces marquant le terme d'une évolution qui se traduit au surplus par le raccourcissement du segment postérieur et un élargissement du segment antérieur.

Malgré l'affirmation progressive du caractère alarien des formes de cette série, on constate une constance dans la morphologie des cercaires, — celles de *Neodiplostomum* étant à peu de chose près semblables à celles de *Fibricola*. Le

1° La métacercaire est d'un type voisin de *Diplostomulum* Brandes; elle ne possède pas de fosses adhésives latérales (« seitlichen Haftgruben », SZIDAT 1929 *sensu*), propres au *Tetracotyle*;

2° Les canalicules connecteurs (« Ansatzstücken » ODENING *sensu*) du système excréteur de la cercaire et de la métacercaire sont visiblement revêtus de trois aires ciliées motrices (« Treibwimperflammen », cf. ODENING 1964, p. 740);

3° L'organe tribocytique, de structure quelque peu aberrante, se rapproche de celui des Diplostomes, étant constitué par un bourrelet ovoïde et lobé de la paroi dorsale du segment antérieur, déterminé par un gros amas cellulaire, et creusé d'une cavité en forme de fente longitudinale découpée par des incisions latérales.

système excréteur cercarial, en particulier, est identique dans les deux genres: $2[3+2+(1)] = 12$ protonéphridies. Cette similitude, ce cheminement rectiligne des formes larvaires contrastent avec le virage qu'ont pris les adultes. Aussi ODENING (1965) a-t-il considéré *Fibricola* comme un sous-genre de *Neodiplostomum*¹. Nous pensons cependant que l'adaptation de toute la lignée aux Mammifères, corrélative à la tendance au confinement des vitellogènes dans le segment antérieur, justifie la position de *Fibricola* parmi les *Alariinae*. De fait, les derniers termes de la série (*cratera*, *minor* et *caballeroi*) répondent de plein droit au statut réel de cette sous-famille, sans référence à l'origine sérielle et au même titre que les genres d'Alariens dont les vitellogènes se sont entièrement retirés dans le segment antérieur (*vide infra*).

La seconde lignée évolutive, dite « paralarienne », est jalonnée par des parasites néotropicaux de Loutres; son origine est manifestement diplostomienne (présence de pseudo-ventouses). Elle comprend les deux représentants de l'ancien genre *Enhydridiplostomum* Dubois (*E. alarioides* (Dubois) et *E. fosteri* (McIntosh)), devenu synonyme du sous-genre *Paralaria* Krause, et dont CHANDLER et RAUSCH (1946) ont envisagé l'extension jusqu'aux limites d'un « complexe » englobant *Alaria clathrata* (Diesing) et *A. pseudoclathrata* (Krause). Dans cette série, le retrait des vitellogènes suit le déplacement de l'ovaire vers la constriction intersegmentaire, déterminé lui-même par le raccourcissement du segment postérieur au profit de l'antérieur, où l'organe tribocytique peut s'allonger ou s'hypertrophier corrélativement. Les testicules sont trilobés postérieurement, et leurs lobes latéraux peuvent se diviser en lobule dorsal et lobule ventral.

En résumé, ces deux lignées illustrent l'évolution générale des *Alariinae*, qui se traduit statistiquement et dynamiquement par leur inféodation aux Mammifères (spécificité de fait) et par la tendance de tous les taxons au confinement des vitellogènes dans le segment antérieur. Plusieurs d'entre eux (sous-genre *Alaria* Schrank, genres *Cynodiplostomum* Dubois, *Pharyngostomum* Ciurea, *Pharyngostomoides* Harkema, *Procyotrema* Harkema et Miller) et toutes leurs espèces ont réalisé jusqu'à son terme cette évolution tendancielle.

¹ L'origine de cette lignée nous amène à considérer, avec MEHRA (1950), le genre *Neodiplostomum* comme l'un des représentants les plus primitifs de la famille des Diplostomidés, et par conséquent l'un des moins spécialisés, susceptible encore de radiations évolutives. On peut ainsi s'expliquer l'adaptation d'une de ses espèces, *Neodiplostomum tamarini* Dubois, à un Platyrrhinien Callitrichidé de la jungle amazonienne supérieure, le Tamarin ou *Leontocebus nigricollis* (Spix). Il s'agit de la première découverte d'un Néodiplostome chez des Primates par G. E. Cosgrove (11 cas d'infestation). Cette inféodation constitue une exception notable parmi les données statistiques sur lesquelles se fonde la spécificité parasitaire, car la répartition des follicules vitellogènes chez *N. tamarini* est bien du type néodiplostomien. Cependant il est important de noter, à propos de cette espèce erratique, que la forme presque trilobée du testicule postérieur l'apparente aux Alariens du sous-genre *Paralaria* Krause, dont il sera question ci-après. Il faut donc en conclure que le Néodiplostome du Tamarin est marqué à cet endroit par son inféodation à un Mammifère et qu'il se distingue par ce caractère « déviationniste » de toutes les espèces congénériques, chez lesquelles la seconde gonade mâle est bilobée.

Cette conception qui admet une dérivation des Alariens à partir des Diplostomes, cherche à se rapprocher d'une classification naturelle. Elle a pourtant suscité des objections sur la manière de concevoir le statut des *Alariinae* : CHANDLER et RAUSCH (1946), BEVERLEY-BURTON (1960), SAWYER (1961) ont proposé la suppression pure et simple de cette sous-famille, tandis que HARRIS, HARKEMA et MILLER (1967) ont fait remarquer qu'elle pouvait être maintenue en raison de l'existence du stade larvaire mésocercaire, reconnu dans le cycle vital de plusieurs espèces d'*Alaria*, de *Procyotrema marsupiformis* Harkema et Miller, et de *Pharyngostomoides procyonis* Harkema¹. Cette remarque nous paraît importante.

Pour notre part, nous pensons qu'un système de définitions rigoureuses, établies par référence à des attributs « statiques », s'accorde difficilement avec une interprétation du mouvement évolutif. Il faut rechercher une concordance entre la réalité de l'évolution et le schéma taxonomique. C'est pourquoi nous croyons que les taxons ne doivent plus être essentiellement ou exclusivement définis par la possession de certains caractères, mais par leur *tendance* à les accentuer. Il nous paraît donc justifié d'avoir recours à des définitions « dynamiques », impliquant une composante biologique et même ontogénique, et exprimant ce que chaque tendance vise à obtenir.

Pour les *Proterodiplostomatidae*, parasites de Reptiles, il est difficile de dégager une signification évolutive de la distribution des vitellogènes, qui, dans les taxons subordonnés, inféodés aux Crocodiliens et aux Chéloniens, reproduit exactement celle des *Diplostomatidae*. Dans la tribu des *Proterodiplostomatini*, les follicules sont répartis dans les deux segments du corps; dans celle des *Massoprostatini*, ils sont confinés dans le segment postérieur. Par contre, chez les *Polycotylineae*, qui représentent un ensemble plus évolué (l'ovaire, dans sa migration en avant, ayant atteint le niveau intersegmentaire), ils sont déplacés dans le segment antérieur. Ce dernier groupe possède quelques genres et espèces de la région sonoriennne, parasites d'*Alligator mississippiensis* (Daud.).

Contrairement aux *Proterodiplostomatidi*, hébergés par des Crocodiliens et des Chéloniens, et dont l'organe tribocytique, petit ou moyen, a une ouverture

¹ HARRIS, HARKEMA et MILLER (*op. cit.*) concluent d'une étude sur le Diplostome de l'Opossum décrit par CHANDLER, à la suppression du genre *Didelphodiplostomum* Dubois comme synonyme de *Diplostomum* von Nordmann. Nous révoquons leurs arguments pour les raisons suivantes:

1^o les vitellogènes sont nettement prépondérants dans le segment antérieur du corps;
2^o la cercaire de *Didelphodiplostomum variable* (Chandler) a 4 cellules glandulaires pré-acétabulaires (celles des vrais Diplostomes sont postacétabulaires); son système excréteur diffère de celui du sous-genre *Diplostomum* par les connexions des 16 flammes vibratiles avec les canaux collecteurs (voir formules, p. 679-680); par contre, il présente une grande ressemblance avec celui du sous-genre *Tylodelphys* Dies.;

3^o La métacercaire possède un système excréteur typiquement dichotomique (celui des Diplostomes étant plutôt ordonné par le groupement en triades des protonéphridies). De plus, cette larve se confine dans les cavités péricardique et coelomique d'Urodèles (et non pas dans l'œil, le cerveau, la moelle épinière ou le canal rachidien de Poissons ou d'Anoures).

bordée de papilles, les *Ophiodiplostomatidi*, peu nombreux et inféodés aux Colubridés, possèdent généralement un organe tribocytique d'assez grandes dimensions, sans papilles. La tribu des *Ophiodiplostomatini* groupe des parasites néotropicaux (Brésil), à vitellogènes répartis dans les deux segments du corps, tandis que la sous-famille des *Proalarioidinae* réunit les parasites asiatiques (Japon, Corée, Inde), à follicules confinés dans le segment antérieur. Actuellement, on ne connaît pas de genres caractérisés par le confinement des vitellogènes dans le segment postérieur.

V. La présence ou l'absence de pharynx, de pseudo-ventouses et d'auricules constituent des indices génériques importants, mais la caractérisation des genres et des sous-genres de *Strigeoidea* repose le plus souvent sur des particularités de l'appareil reproducteur, de la bourse copulatrice en particulier. Cet organe peut renfermer un cône génital, comme dans les genres *Strigea* Abildgaard, *Parastrigea* Szidat, *Apharyngostrigea* Ciurea, *Chabaustrigea* Sudarikov, *Ophiosoma* Szidat, *Apatemon* Szidat, *Cardiocephaloides* Sudarikov (syn. *Cardiocephalus* Szidat), *Nematostrigea* Sandground et *Schwartzitrema* Pérez Vigueras, qui appartiennent tous aux *Strigeinae*; dans les sous-genres *Tylodelphys* Diesing, *Adenodiplostomum* Dubois, *Dolichorchis* Dubois et *Conodiplostomum* Dubois, ainsi que dans le genre *Neoharvardia* R. Gupta, parmi les *Diplostomatini*; dans les genres *Crassiphiala* Van Haitsma, *Pseudodiplostomum* Yamaguti, *Uvulifer* Yamaguti et *Subuvulifer* Dubois, de la tribu des *Crassiphialini*. Cette bourse peut abriter un bulbe génital exsertile (*Cotylurus* Szidat, *Bolbophorus* Dubois) ou contenir une ventouse atriale (*Cercocotyla* Yamaguti, *Scolopacitrema* Sudarikov et Rykovsky) ou encore développer un repli prépuccial entourant ventro-latéralement le cône génital (*Uvulifer* Yamaguti et *Subuvulifer* Dubois). La bourse copulatrice est exsertile, se dévaginant comme une cloche dans les genres *Posthodiplostomum* Dubois, *Posthodiplostomoides* M. O. Williams et *Ornithodiplostomum* Dubois, tandis que ses parois, à l'état de rétraction, constituent un prépuce entourant le cône génital.

En plus des caractères relatifs à la bourse copulatrice, la position et la forme des testicules permettent de définir certains genres: tandis que ces organes sont généralement situés en tandem, on les trouve placés l'un à côté de l'autre chez quelques Alariens (*Pharyngostomum* Ciurea, *Pharyngostomoides* Harkema et *Procyotrema* Harkema et Miller). Quant à la forme, ceux de *Bolbophorus* Dubois sont sinueux comme des circonvolutions; le testicule postérieur des représentants du genre *Posthodiplostomum* Dubois apparaît réniforme ou cordiforme, à hile ou échancrure antérieure; celui du sous-genre *Dolichorchis* Dubois est typiquement bilobé, à lobes plus ou moins allongés caudalement, réunis par un isthme dorsal et généralement antérieur. Les testicules du sous-genre *Alaria* Schrank sont multilobés ou simplement bilobés (le premier étant asymétrique), tandis que

ceux du sous-genre *Paralaria* Krause sont trilobés postérieurement (les lobes latéraux pouvant être subdivisés en lobules dorsal et ventral). Dans le sous-genre *Neodiplostomum* Railliet, le testicule antérieur est asymétriquement développé, alors qu'il est bilobé dans le sous-genre *Conodiplostomum* Dubois.

L'orientation des testicules trilobés permet d'opposer deux genres de *Cotylurini* créés par SZIDAT (1928), *Apatemon* et *Cotylurus*. Chez le premier, les lobes de ces organes sont tournés vers l'avant, plus ou moins obliquement; chez le second, ils sont dirigés en arrière.

Le genre *Apatemon* a été divisé en considérant à la fois des caractères morphologiques et ontogéniques (DUBOIS 1968). Les représentants du sous-genre *Apatemon* Szidat ont un cône génital peu développé, non ou peu délimité du parenchyme et traversé par un canal hermaphrodite étroit, rectiligne et à peine musculéux. Leurs cercaires ont un tube digestif rudimentaire, en forme de saccule plus ou moins bilobé, représentant l'ébauche des caeca; le système excréteur comprend 10 protonéphridies. Leurs métacercaires se développent dans des Poissons. Au contraire, les espèces du sous-genre *Australapatemon* Sudarikov sont caractérisées par un cône génital moyen à grand, bien délimité du parenchyme par sa propre musculature, traversé par un canal hermaphrodite assez large, musculéux, plissé transversalement et parfois tortueux. Les cercaires ont un tube digestif terminé par deux caeca; leur système excréteur comprend 14 protonéphridies. Les métacercaires se développent dans des Sangsues.

Le genre *Cotylurus* a été également divisé en deux sous-genres par ODENING (1969), après la réalisation du cycle vital de *C. platycephalus* (Creplin). C'est aussi en se basant sur des considérations d'ordre morphologique et ontogénique que cet auteur a opposé les deux taxons subgénériques. Dans le sous-genre *Cotylurus*, les testicules ont des lobes simples, entiers; les cercaires ont deux paires de cellules glandulaires de pénétration préacétabulaires, et les quatre protonéphridies du tronc caudal se trouvent au voisinage de son extrémité proximale; les métacercaires sont hébergées par des Gastéropodes et des Hirudinées. Au contraire, chez les représentants du sous-genre *Ichthyocotylurus*, les lobes testiculaires sont lobulés et parfois même multilobulés; les cercaires auraient deux paires de cellules glandulaires de pénétration postacétabulaires¹, et les quatre protonéphridies du

¹ VAN HAITSMAN (1930) avait réalisé partiellement le cycle vital d'un *Cotylurus* parasite de la bourse de Fabricius du Goeland argenté (actuellement *Cotylurus platycephalus communis* (Hughes, 1928)). Il crut en obtenir la cercaire, qu'il décrivit sous le nom de « Cercaria of *Cotylurus michiganensis* (La Rue) » — combinaison mort-née, dénoncée par LA RUE lui-même (1932) — en exposant aux miracidia deux *Lymnaea emarginata angulata* Sowerby, déjà contaminées par les altrices d'un Diplostome dont la larve est *Cercaria emarginatae* Cort, 1917. Celle-ci possède 6 cellules glandulaires de pénétration postacétabulaires. L'exactitude de ces résultats avait été mise en doute par SZIDAT (1931), mais les expériences d'infestation d'OLIVIER et CORT (1942) les réfutèrent définitivement, en démontrant que *Cercaria emarginatae* pénètre dans des Perches (*Perca flavescens* (Mitch.)) et se développe dans les yeux (rétine) en un *Diplostomulum* typique, tandis que la métacercaire de *Cotylurus communis* est un *Tetracotyle* enkysté, qui se rencontre principalement autour du cœur des Poissons.

tronc caudal seraient échelonnées sur les deux premiers tiers de celui-ci; les métacercaires sont hébergées par des Poissons.

Chez les *Proterodiplostomatidae*, les connexions des conduits génitaux sont importantes à considérer dans la définition des genres et dans leurs groupements en taxons sous-familiaux.

Dans les deux principaux genres de *Proterodiplostomatini* (*Proterodiplostomum* Dubois, néotropical, et *Pseudoneodiplostomum* Dubois, des régions éthiopienne et orientale), la paraprostate et le canal éjaculateur convergent pour traverser le cône génital, — l'utérus débouchant séparément à la base de ce cône.

Chez les *Polycotylineae*, il faut distinguer d'une part les genres néotropicaux (*Cystodiplostomum* Dubois, *Herpetodiplostomum* Dubois (syn. *Cheloniodiplostomum* Sudarikov), *Paradiplostomum* La Rue et *Prolecithodiplostomum* Dubois), chez lesquels l'utérus et le canal éjaculateur convergent pour déboucher immédiatement et le plus souvent sur la génératrice du cône génital, — la paraprostate occupant l'axe de ce dernier et s'ouvrant à son sommet; d'autre part les genres localisés dans la région sonoriennne (*Polycotyle* Willemoes-Suhm, *Crocodilicola* Poche et *Pseudocrocodilicola* Byrd et Reiber), tous inféodés à l'Alligator du Mississippi et dont les trois conduits tendent à confluer à la base du cône génital pour constituer un canal commun qui en traverse l'axe et débouche au sommet, — le canal éjaculateur ayant abordé primitivement la paraprostate à son pôle pour dériver par degrés sur sa génératrice, jusqu'à la rencontre de l'utérus à l'extrémité distale de la glande (cf. DUBOIS 1944, p. 75, diagramme 2). Cette même structure s'observe dans le genre *Archaeodiplostomum* Dubois, également parasite de l'Alligator en Floride et en Géorgie, qu'en raison de la distribution des vitellogènes dans les deux segments du corps, on a de prime abord placé parmi les Protérodiplostominés. Cette analogie structurale justifierait plutôt son rattachement aux *Polycotylineae*, dont il représenterait une forme primitive, dans laquelle le retrait des follicules n'aurait que débuté. (Le dernier quart du segment postérieur en est libéré, et l'ovaire est encore distant de la limite intersegmentaire, terme de sa migration chez les formes évoluées.)

Les connexions des conduits génitaux n'ont pas été observées avec précision chez les *Ophiodiplostomatidi*, sauf chez *Proalarioides* Yamaguti, où le canal éjaculateur et l'utérus traversent un « bulbe musculieux » avant de confluer dans le cône génital¹.

Quant à la caractérisation des genres de *Cyathocotylodea*, elle ne fait appel, pour l'instant, qu'à des indices morphologiques que H. R. MEHRA (1943, 1947) a codifiés dans ses diagnoses et ses clés de détermination (cf. DUBOIS 1951). Dans la sous-famille des *Cyathocotylineae*, les deux taxons principaux, *Cyathocotyle*

¹ Ces connexions ont été observées par J. T. PARK (1940) chez *Proalarioides kobayashii* Park [Corée], qui peut être considéré comme synonyme de *P. serpentis* Yamaguti [Japon]. (Longueur 2-4 mm, d'après FISCHTHAL et KUNTZ 1967.)

Mühling (syn. *Paracyathocotyle* Szidat) et *Holostephanus* Szidat (syn. *Cyathocotylodes* Szidat), ont le corps indivis: chez le premier, il est massif, sans concavité, à face ventrale surélevée en un organe tribocytique cyathoïde de grandes dimensions et creusé en cratère; chez le second, il est déprimé ou excavé ventralement en forme de poche ou de bourse encerclant un organe tribocytique petit ou moyen, creusé d'une cavité centrale. La position de l'ovaire par rapport aux testicules, qu'on a cherché à définir pour chacun des deux genres, est éminemment variable en raison de la plasticité du parenchyme; on peut remarquer cependant qu'elle est généralement prétesticulaire (ou en opposition au testicule antérieur) chez *Holostephanus*, intertesticulaire (ou parfois posttesticulaire) chez *Cyathocotyle*. Dans le genre *Pseudhemistomum* Szidat, le corps est bisegmenté, à segment antérieur foliiforme, comparable à celui des Diplostomes, et à segment postérieur court, peu développé.

SUDARIKOV (1961) a rattaché aux *Cyathocotylinae* le genre *Duboisia* Szidat, dont les deux représentants, *D. syriaca* (Dubois) et *D. skrjabini* Sudarikov et Oshmarin, respectivement parasites de *Ciconia ciconia* (L.) et d'*Alcedo atthis ispida* L., ont un grand organe tribocytique enfoui dans une profonde cavité marsupiforme et envahi par les vitellogènes. Les testicules sont situés côte à côte ou opposés obliquement dans la seconde moitié du corps. Ces Vers possèdent l'un comme l'autre un sphincter vaginal ¹.

Dans la sous-famille des *Prohemistomatinae* deux genres importants ont été plus ou moins confondus: *Prohemistomum* Odhner et *Mesostephanus* Lutz (syn. *Gelanocotyle* Sudarikov). H. R. MEHRA (1947) les caractérisait respectivement par l'absence ou la présence d'un petit appendice caudal. En réalité, c'est l'absence ou la présence d'un sphincter vaginal qui permet une discrimination effective. Un troisième genre, *Paracoenogonimus* Katsurada (syn. *Linstowiella* Szidat), diffère de *Prohemistomum* notamment par sa cercaire privée de ventouse ventrale et de replis natatoires sur les fourchons. La poche du cirre de l'adulte est relativement petite ou plus ou moins réduite (?) à une vésicule séminale.

La sous-famille des *Prosostephaninae* réunit des genres inféodés aux trois classes d'Amniotes et caractérisés d'une part par leur organe tribocytique massif, sans ouverture, dans lequel s'accumulent les follicules vitellogènes, d'autre part par la position en tandem des testicules. L'organe tribocytique est très grand et comme enchassé dans la cavité ventrale du corps chez *Prosostephanus* Lutz ² (syn. *Travassosella* Faust et Tang), taxon inféodé aux Mammifères et duquel SUDARIKOV (1961) a détaché, peut-être sans raison valable, l'espèce que FAUST

¹ Le sphincter de *Duboisia syriaca* a été signalé dans la description originale. Il mesure 110 μ de diamètre chez l'holotype.

² Le type générique, *Prosostephanus industrius* (Tubangui), possède une petite ventouse ventrale, contrairement à l'indication que SUDARIKOV donne dans sa clé de détermination (1961, p. 390).

et TANG (1938) avaient décrite sous le nom de *P. parvoviparus*, pour en faire le type du genre *Tangiella*. Celui-ci serait caractérisé par la cavité marsupiforme qui s'est creusée à la face ventrale du corps et au fond de laquelle s'abrite un organe tribocytique de moyennes dimensions. Cet organe est également moins développé chez *Neogogatea* Chandler et Rausch, dont les deux représentants (*bubonis* et *pandionis*)¹ sont inféodés aux Oiseaux, et chez *Serpentostephanus* Sudarikov, dont le générotipe, *S. natrixis* (Dubois), est parasite de *Natrix maura* (L.). Chez le premier des deux genres, l'organe tribocytique est linguiforme; chez le second, il est discoïde.

Les *Szidatinae* réunissent les parasites de Colubridés, à corps allongé, linguiforme et bisegmenté, et dont le segment postérieur relativement bien développé renferme tout ou partie des glandes génitales. Ce sont les formes les plus primitives de la superfamille.

On peut douter de l'efficacité de certains critères utilisés dans la classification des *Cyathocotyloidea* et dont le choix apparaîtra peut-être arbitraire, car dans l'évolution de cette superfamille des phénomènes de convergence sont probablement à l'origine de rapprochements taxonomiques, que pourrait bien infirmer l'étude expérimentale des cycles vitaux. (Ainsi pour les genres *Duboisia* Szidat, *Muhlingina* Mehra, *Prosostephanus* Lutz et *Braunina* Heider.)

VI. Pour compléter les diagnoses génériques ou subgénériques, on se référera encore aux caractères morphologiques larvaires, en particulier à la structure du système protonéphridial des cercaires et à la disposition des cellules glandulaires de pénétration²:

	Formules du système excréteur	Cellules glandulaires
<i>Strigea</i>	$2 [(1+1)+(1+1+(1))) = 10$	$2 [4 \text{ po}] = 8$
<i>Parastrigea</i>	$2 [(1+1)+(1+1+(1))) = 10$	$2 [7 \text{ po}] = 14$
<i>Apharyngostrigea</i>	$2 [(2+2)+(2+2+(2))) = 20$	$2 [4 \text{ ou } 7 \text{ pe}] = 8 \text{ ou } 14$
s.-g. <i>Apatemon</i>	$2 [(1+1)+(1+1+(1))) = 10$	$2 [4 \text{ po}] = 8$
s.-g. <i>Australapatemon</i>	$2 [(1+1)+(2+2+(1))) = 14$	$2 [4 \text{ pa ou po}] = 8$
<i>Cotylurus</i>	$2 [(2+2)+(2+2+(2))) = 20$	$2 [2 \text{ pr ou po}] = 4$
<i>Bolbophorus</i>	$2 [(2+2)+(2+2+(2))) = 20$	$2 [1 \text{ pr} + 2 \text{ po}] = 6^3$
s.-g. <i>Diplostomum</i>	$2 [(2+1)+(2+1+(2))) = 16$	$2 [2 \text{ po}] = 4$
s.-g. <i>Tylodelphys</i>	$2 [(2+2)+(2+(2))) = 16$	$2 [2 \text{ pr}] = 4$
s.-g. <i>Austrodiplostomum</i>	$2 [(1+1)+(1+1+(1))) = 10$	$2 [1 \text{ pr} + 1 \text{ pa}] = 4$
<i>Hysteromorpha</i>	$2 [(2+2)+(2+2+(2))) = 20$	$2 [1 \text{ pr} + 1 \text{ pa}] = 4$
<i>Neodiplostomum</i>	$2 [(1+1+1)+(1+1+(1))) = 12$	$2 [2 \text{ pr}] = 4$

¹ Une troisième espèce, *Neogogatea kentuckiensis* (Cable), a été obtenue expérimentalement chez des poussins. Elle pourrait s'identifier avec *N. pandionis* Chandler et Rausch.

² pa = para-, pe = péri-, po = post-, pr = préacétabulaires.

³ Chez l'espèce-type.

<i>Posthodiplostomum</i>	$2 [(2+2)+(2+2+(2))] = 20$	$2 [1 \text{ pr} + 2 \text{ po}] = 6$
<i>Codonocephalus</i>	$2 [(2+2+2)+(2+2+(2))] = 24$	$2 [2 \text{ pr}] = 4$
<i>Alaria</i>	$2 [(2+2+2)+(2+2+(2))] = 24$	$2 [2 \text{ pr ou pa}] = 4$
<i>Didelphodiplostomum</i>	$2 [(2+2)+(2+(2))] = 16$	$2 [2 \text{ pr}] = 4$
<i>Fibricola</i>	$2 [(1+1+1)+(1+1+(1))] = 12$	$2 [2 \text{ pr}] = 4$
<i>Pharyngostomum</i>	$2 [(1+1)+(1+1+(1))] = 10$	$2 [2 \text{ pr}] = 4$

Chez les *Cyathocotyloidea*, la différenciation des taxons est plus malaisée, puisque les cercaires des genres *Mesostephanus* Lutz, *Paracoenogonimus* Katsurada, *Neogogatea* Chandler et Rausch, et *Prosostephanus* Lutz ont la même formule: $2 [(3+3+3)+(3+3+(3))] = 36^1$.

RÉSUMÉ

A. Une définition limitative est proposée pour l'ordre des *Strigeida*, dont le domaine est restreint aux subdivisions A I, II et III de la classification de G. R. LA RUE (1957); celles-ci comprennent les *Strigeata* La Rue, 1926, les *Clinostomata(ta)* Allison, 1943 et les *Schistosomata(ta)* La Rue, 1926.

B. Le sous-ordre des *Strigeata* est présenté dans sa distribution systématique actuelle.

C. Suivent des considérations sur les taxons subordonnés: superfamilles (I), subsuperfamilles (II), familles (III), sous-familles et tribus (IV), genres et sous-genres (V).

La hiérarchie dans le groupe-famille répond à une systématique biologique, fondée essentiellement sur la combinaison de caractères morphologiques et de données statistiques relatives à la spécificité parasitaire. Les taxons ne sont plus exclusivement définis par la possession de certains caractères, mais par leur tendance à les accentuer. Il paraît donc justifié d'avoir recours à des définitions « dynamiques », impliquant une composante biologique et même ontogénique.

ZUSAMMENFASSUNG

A. Für die Ordnung der *Strigeida* wird eine einschränkende Definition vorgeschlagen, die sich auf die Unterteilungen A I, II und III der Klassifikation von G. R. LA RUE (1957) beschränkt: diese umfassen die *Strigeata* La Rue, 1926, die *Clinostomata(ta)* Allison, 1943 und die *Schistosomata(ta)* La Rue, 1926.

¹ On connaît encore les formules: $2 [(3+3)+(3+(3))] = 24$ pour *Cyathocotyle orientalis* Faust (YAMAGUTI 1942), $2 [(2+2)+(2+(2))] = 16$ pour *C. bushiensis* Khan (KHAN 1962, modifiée), $2 [(1+1+1)+(1+1+(2))] = 14$ pour *Holostephanus curonensis* (Szidat) (SZIDAT 1933), $2 [(2+2+2)+(2+2+(2))] = 24$ pour *H. volgensis* (Sudar.) (VOJTKOVÁ 1966).

B. Die Unterordnung der *Strigeata* wird in ihrer gegenwärtigen systematischen Verbreitung dargestellt.

C. Danach werden Überlegungen über die untergeordneten Taxa, nämlich Überfamilien (I), Unterüberfamilien (II), Familien (III), Unterfamilien und Tribus (IV), Gattungen und Untergattungen (V).

Die Hierarchie in der Familiengruppe entspricht einer biologischen Systematik, die sich hauptsächlich auf die Kombination von morphologischen Kennzeichen und statistischen Gegebenheiten der parasitischen Spezifität stützt. Die Taxa werden nicht mehr ausschliesslich durch den Besitz bestimmter Kennzeichen definiert sondern durch ihre Tendenz, diese zu akzentuieren. Es erscheint deshalb gerechtfertigt, „dynamische“ Definitionen anzuwenden, die auch eine biologische und ontogenetische Komponente enthalten.

SUMMARY

A. A limitative definition is proposed for the order of *Strigeida*, which realm is restricted to the subdivisions A I, II and III of the classification by G. R. LA RUE (1957); these comprise the *Strigeata* La Rue, 1926, the *Clinostomata* (ta) Allison, 1943 and the *Schistosomata* (ta) La Rue, 1926.

B. The sub-order of the *Strigeata* is presented according to its present systematic distribution.

C. Following there are considerations on the subordinate taxa: superfamilies (I), subsuperfamilies (II), families (III), subfamilies and tribes (IV), genres and subgenres (V).

The hierarchy in the group-family corresponds to a biological systematic, essentially based on the combination of morphological characters and on statistical values related to the parasitary specificity. Taxa are no more exclusively defined by the possession of certain characters but by their tendency to accentuate them. It appears thus as justified to call for "dynamic" definitions involving a biological and even ontogenical component.

BIBLIOGRAPHIE

- ALLISON, L. N. 1943. *Leucochloridiomorpha constantiae* (Mueller) (*Brachylaemidae*), its life cycle and taxonomic relationships among digenetic trematodes. Trans. Amer. micros. Soc. 62: 127-168.
- BAER, J. G. 1933. Contribution à l'étude de la faune helminthologique africaine. Rev. suisse Zool. 40: 31-84.

- BAER, J. G. et L. EUZET. 1961. *Classe des Monogènes. Monogenoidea Bychowsky*. In: *Traité de Zoologie* publié sous la direction de Pierre-P. Grassé, t. IV (1): 243-325.
- BAER, J. G. et Ch. JOYEUX. 1961. *Classe des Trématodes (Trematoda Rudolphi)*. In: *Traité de Zoologie* publié sous la direction de Pierre-P. Grassé, t. IV (1): 561-692.
- BEVERLEY-BURTON, M. 1960. *Some trematodes from otters in Southern Rhodesia including a new strigeid, Prudhoella rhodesiensis, n. gen., n. sp.* Proc. helminth. Soc. Wash. 27: 129-134.
- BRANDES, G. 1890. *Die Familie der Holostomiden*. Zool. Jb. (Syst.) 5: 549-604.
- BURMEISTER, K. H. 1837. *Handbuch der Naturgeschichte. Zum Gebrauch bei Vorlesungen entworfen*. 2. Abt.: Zoologie: 369-858, Berlin.
- 1856. *Zoonomische Briefe. Allgemeine Darstellung der thierischen Organisation*. 2: 1-470, Leipzig.
- CHANDLER, A. C. 1942. *The morphology and life cycle of a new strigeid, Fibricola texensis, parasitic in raccoons*. Trans. Amer. micros. Soc. 61: 156-167.
- CHANDLER, A. C. et R. RAUSCH. 1946. *A study of strigeids from Michigan mammals with comments on the classification of mammalian strigeids*. Trans. Amer. micros. Soc. 65: 328-337.
- DOLLFUS, R. Ph. et R. PATAY. 1956. *A propos de nouvelles localités françaises pour Codonocephalus urniger (Rudolphi 1819) (Trematoda, Strigeidae). Que sait-on de sa distribution géographique?* Ann. Parasit. hum. comp. 31: 189-198.
- DOLLFUS, R. Ph., J. TIMON-DAVID et J. REBECQ. 1956. *Maturité génitale provoquée expérimentalement chez Codonocephalus urniger (Rudolphi) (Trematoda, Strigeidae)*. C. R. Acad. Sci. Paris 242: 2997-2998.
- DÖNGES, J. 1964. *Der Lebenszyklus von Posthodiplostomum cuticola (v. Nordmann 1832) Dubois 1936 (Trematoda, Diplostomatidae)*. Z. Parasitenk. 24: 169-248.
- 1965. *Der Lebenszyklus von Posthodiplostomum brevicaudatum (Trematoda), eines Parasiten in den Augen von Süßwasserfischen*. Zoologica 40: 1-39.
- 1969. *Diplostomum phoxini (Faust, 1918) (Trematoda). Morphologie des Miracidiums sowie Beobachtungen an weiteren Entwicklungsstadien*. Z. Parasitenk. 32: 120-127.
- DUBOIS, G. 1936a. *Nouveaux principes de classification des Trématodes du groupe des Strigeida*. Rev. suisse Zool. 43: 507-515.
- 1936b. *Les Diplostomes de Reptiles (Trematoda: Proterodiplostomidae nov. fam.) du Musée de Vienne*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 61: 5-80.
- 1937. *Contribution à l'étude des Diplostomes d'Oiseaux (Trematoda: Diplostomidae Poirier, 1886) du Musée de Vienne*. Ibid. 62: 99-128.
- 1938. *Monographie des Strigeida (Trematoda)*. Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 6: 1-535.
- 1944. *A propos de la spécificité parasitaire des Strigeida*. Bull. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 69: 5-103.
- 1951. *Nouvelle clé de détermination des groupes systématiques et des genres de Strigeida Poche (Trematoda)*. Rev. suisse Zool. 58: 639-691.
- 1953. *Systématique des Strigeida. Complément de la Monographie*. Mém. Soc. neuchâtel. Sci. nat. 8 (2): 1-141.
- 1968. *Synopsis des Strigeidae et des Diplostomatidae (Trematoda). Première partie*. Ibid. 10 (1): 1-258.

- DUBOIS, G. 1970a. *Ibid. Deuxième partie. Ibid.* 10 (2): 259-727.
— 1970b. *Les Monogènes: classe autonome ou sous-classe de Trématodes?* Ann. Parasit. hum. comp. 45: 247-250.
- FAUST, E. C. et W. A. HOFFMAN. 1934. *Studies on Schistosomiasis mansoni in Puerto Rico. III. Biological studies. 1. The extra-mammalian phases of the life cycle.* Puerto Rico J. public Health and trop. Med. 10: 3-49.
- FAUST, E. C. et C. C. TANG. 1938. *Report on a collection of some Chinese Cyathocotylidae (Trematoda, Strigeoidea).* Livr. Jub. Prof. Travassos: 157-168.
- FISCHTHAL, J. H. et R. E. KUNTZ. 1967. *Annotated record of some previously described digenetic trematodes of amphibians and reptiles from the Philippines, Korea, and Matsu Island.* Proc. helminth. Soc. Wash. 34: 104-113.
- HARRIS, A. H., R. HARKEMA et G. C. MILLER. 1967. *Life history and taxonomy of Diplostomum variable (Chandler, 1932) (Trematoda: Diplostomatidae).* J. Parasit. 53: 577-583.
- HUGHINS, E. J. 1954. *Life history of a strigeid trematode, Hysteromorpha triloba (Rudolphi, 1819) Lutz, 1931. I. Egg and miracidium.* Trans. Amer. micros. Soc. 73: 1-15.
- HUNTER, G. W. et W. S. HUNTER. 1935. *Further studies on fish and bird parasites.* Biol. Surv. Mohawk-Hudson Watershed, suppl. 24th Ann. Rep. N. Y. Conserv. Dept., N° 9, 1934: 267-283.
- JOHNSTON, T. H. et E. R. SIMPSON. 1940. *The anatomy and life history of the trematode, Cyclocoelum jaenschi n. sp.* Trans. roy. Soc. S. Austr. 64: 273-278.
- KAGAN, I. G. 1952. *Further contributions to the life history of Neoleucochloridium problematicum (Magath, 1920) new. comb. (Trematoda: Brachylaeimidae).* Trans. Amer. micros. Soc. 71: 20-44.
- KHAN, D. 1962. *Studies on larval trematodes infecting freshwater snails in London (U.K.) and some adjoining areas. Part VI. The cercariae of the « Vivax » group and the life history of Cercaria bushiensis n. sp. (= Cyathocotyle bushiensis n. sp.).* J. Helminth. 36: 67-94.
- LA RUE, G. R. 1926a. *Studies on the trematode family Strigeidae (Holostomidae).* N° II. Taxonomy. Trans. Amer. micros. Soc. 45: 11-19.
— 1926b. *Ibid. N° III. Relationships.* Ibid. 45: 265-281.
— 1957. *The classification of digenetic Trematoda: a review and a new system.* Exper. Parasit. 6: 306-349.
- LE ZOTTE, L. A. 1954. *Studies on marine digenetic trematodes of Puerto Rico: the family Bivesiculidae, its biology and affinities.* J. Parasit. 40: 148-162.
- LUTZ, A. 1935. *Observações e considerações sobre Cyathocotylinae e Prohemistominae.* Mem. Inst. Oswaldo Cruz 30: 157-168 (traduction allemande: 169-180), 181-182.
- MATHIAS, P. 1925. *Recherches expérimentales sur le cycle évolutif de quelques Trématodes.* Bull. biol. France et Belgique 59: 1-123.
- MEHRA, H. R. 1943. *Studies on the family Cyathocotylidae Poche. Part 1. A contribution to our knowledge of the subfamily Cyathocotylinae Mühling: revision of the genera Holostephanus Szidat and Cyathocotyle Mühling, with descriptions of new species.* Proc. natn. Acad. Sci. India 13: 134-167.
— 1947. *Ibid. Part 2. A contribution to our knowledge of the subfamily Prohemistominae Lutz, 1935, with a discussion on the classification of the family.* Ibid. 17: 1-52.

- MEHRA, H. R. 1950. *Presidential address delivered at the nineteenth annual meeting of the National Academy of Sciences, India, Allahabad, 1950*. Business Matters natn. Acad. Sci. India: (9-38).
- NIEWIADOMSKA, K. 1964. *The life cycle of Codonocephalus urnigerus (Rudolphi, 1819) — Strigeidae*. Acta Parasit. polon. 12: 283-296.
- ODENING, K. 1950. *Zur Kenntnis einiger Trematoden aus Schlangen*. Zool. Anz. 165: 337-348.
- 1961. *Historische und moderne Gesichtspunkte beim Aufbau eines natürlichen Systems der digenetischen Trematoden*. Biol. Beitr. 1: 73-90.
- 1964. *Drei neue Furcocercarien aus dem Raum Berlin*. Mber. dtsh. Akad. Wiss. 6: 739-743.
- 1965. *Der Lebenszyklus von Neodiplostomum spathoides Dubois (Trematoda, Strigeida) im Raum Berlin nebst Beiträgen zur Entwicklungsweise verwandter Arten*. Zool. Jb. (Syst.) 92: 523-624.
- 1969. *Zur Gliederung von Apatemon und Cotylurus (Trematoda, Strigeida) in Untergattungen*. Mber. dtsh. Akad. Wiss. 11: 285-292.
- ODLAUG, T. O. 1940. *Morphology and life history of the trematode, Alaria intermedia*. Trans. Amer. micros. Soc. 59: 490-510.
- OLIVIER, L. et W. W. CORT. 1942. *An experimental test of the life cycle described for Cotylurus communis (Hughes)*. J. Parasit. 28: 75-81.
- PARK, J. T. 1940. *Trematode parasites of reptilia from Työsen. I. Three new digenetic trematodes, Encyclometra koreana sp. nov., Neomicroderma elongata gen. nov. sp. nov. (Plagiorchiidae) and Proalarioides kobayashii sp. nov. (Strigeidae)*. Keizô J. Med. 10: 113-123.
- PARK, P. J. 1936. *The miracidium of Neodiplostomum lucidum La Rue and Bosma*. Trans. Amer. micros. Soc. 55: 49-54.
- PEARSON, J. C. 1956. *Studies on the life cycles and morphology of the larval stages of Alaria arisaemoides Augustine and Uribe, 1927 and Alaria canis LaRue and Fallis, 1936 (Trematoda: Diplostomidae)*. Canad. J. Zool. 34: 295-387.
- 1961. *Observations on the morphology and life cycle of Neodiplostomum intermedium (Trematoda: Diplostomatidae)*. Parasitology 51: 133-172.
- POCHE, F. 1926. *Das System der Platyodaria*. Arch. Naturgesch. 91A: 1-458.
- PRICE, H. F. 1931. *Life history of Schistosomatium douthitti (Cort.)* Amer. J. Hyg. 13: 685-727.
- SAWYER, T. K. 1961. *The American otter, Lutra canadensis vaga, as a host for two species of trematodes previously unreported from North America*. Proc. helminth. Soc. Wash. 28: 175-176.
- SEWELL, R. B. S. 1922. *Cercariae indicae*. Indian J. Med. Res. 10 (Suppl.): 1-370.
- SIEBOLD, C. T. von. 1849. *Gyrodactylus, ein ammenartiges Wesen*. Z. wiss. Zool. 1: 347-363.
- STUNKARD, H. W. 1934. *The life history of Typhlocoelum cymbium (Diesing, 1850) Kossack, 1911 (Trematoda, Cyclocoelidae). A contribution to the phylogeny of the monostomes*. Bull. Soc. zool. Fr. 59: 447-466.
- 1946. *Interrelationships and taxonomy of the digenetic trematodes*. Biol. Rev. 21: 148-158.
- 1963. *Systematics, taxonomy, and nomenclature of the Trematoda*. Quart. Rev. Biol. 38: 221-233.

- SUDARIKOV, V. E. in K. I. SKRJABIN. 1961. [*Ordo Strigeidida* (La Rue, 1926) Sudarikov, 1959. Subordo Cyathocotylata Sudarikov, 1959]. In: [*Trematodes of animals and man. Principles of trematodology*] 19: 267-415, Moscow.
- SZIDAT, L. 1928. Zur Revision der Trematodengattung *Strigea* Abildgaard. Zbl. Bakt. (Orig.) 105: 204-215.
- 1929. Beiträge zur Kenntnis der Gattung *Strigea* (Abildg.). II. Spezieller Teil: Revision der Gattung *Strigea* nebst Beschreibung einer Anzahl neuer Gattungen und Arten. Z. Parasitenk. 1: 688-764.
- 1931. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Holostomiden. IV. Die Cercarie des Entenparasiten *Apatemon* (*Strigea*) *gracilis* Rud. und ihre Entwicklung im Blutgefäßsystem des Zwischenwirtes (*Herpobdella atomaria* Car.). Ibid. 3: 160-172.
- 1932. Zur Entwicklungsgeschichte der Cyclocoeliden. Der Lebenszyklus von *Tracheophilus sisowi* Skrj. 1923. Zool. Anz. 100: 205-213.
- 1933. Über drei neue monostome Gabelschwanzcercarien der ostpreussischen Fauna. Z. Parasitenk. 5: 443-459.
- 1936. Parasiten aus Seeschwalben. I. Über neue Cyathocotyliden aus dem Darm von *Sterna hirundo* L. und *Sterna paradisaea*. Ibid. 8: 285-317.
- TANG, C. C. 1938. Some remarks on the morphology of the miracidium and cercaria of *Schistosoma japonicum*. Chin. med. J. (Suppl.) 2: 423-432.
- 1941-1942. Morphology and life history of *Prosostephanus industrius* (Tubangui 1922) Lutz 1935 (*Trematoda*: *Cyathocotylidae*). Peking nat. Hist. Bull. 16: 29-43.
- TIMON-DAVID, J. 1955. Cycle évolutif d'un Trématode Cyclocoelidé: *Pseudhyptiasmus dollfusi* Timon-David 1950. Recherches expérimentales. Ann. Parasit. hum. comp. 30: 43-61.
- ULMER, M. J. 1951a. *Postharmostomum helici* (Leidy, 1847) Robinson, 1949 (*Trematoda*), its life history and a revision of the subfamily *Brachylaeminae*. Part I. Trans. Amer. micros. Soc. 70: 189-238.
- 1951b. Ibid. Part II. Ibid. 70: 319-347.
- VAN HAITSMA, J. P. 1930. Studies on the trematode family Strigeidae (*Holostomidae*). XXI. Life cycle and description of the cercaria of *Cotylurus michiganensis* (LaRue). J. Parasit. 16: 224-230.
- 1931. Ibid. XXIII: *Diplostomum flexicaudum* (Cort & Brooks) and stages in its life history. Pap. Mich. Acad. Sci., Arts and Lett. 13: 483-516.
- VOJTKOVÁ, L. 1966. Zur Kenntnis des Entwicklungszyklus von *Holostephanus volgensis* (Sudarikov, 1962) n. comb. (*Trematoda*, *Digenea*: *Cyathocotylidae*). Věstn. českosl. spol. zool. 30: 275-286.
- WALL, L. D. 1941a. Life history of *Spirorchis elephantis* (Cort, 1917), a new blood fluke from *Chrysemys picta*. Amer. midl. Nat. 25: 402-412.
- 1941b. *Spirorchis parvus* (Stunkard), its life history and the development of its excretory system (*Trematoda*: *Spirorchidae*). Trans. Amer. micros. Soc. 60: 221-260.
- YAMAGUTI, S. 1940. Vergleichend-anatomische Studien der Miracidien. Z. Parasitenk. 11: 657-668.
- 1942. Zur Entwicklungsgeschichte von *Cyathocotyle orientalis* Faust, 1921. Ibid. 12: 78-83.
- 1958. *Systema Helminthum*. Vol. I, Part I et II. The digenetic trematodes of vertebrates. 1575 pp., New York-London.



Biologie de *Rhinecotyle crepitacula*
Euzet et Trilles, 1960 (Monogenea)
parasite de *Sphyraena piscatorum*
Cadenat, 1964 (Teleostei)
dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire)¹

par

Louis EUZET et Eric WAHL

(Avec 15 figures dans le texte)

Rhinecotyle crepitacula a été décrit en 1960 par EUZET et TRILLES d'après deux individus trouvés sur les branchies de *Sphyraena sphyraena* en Méditerranée. Ces auteurs admettaient alors que l'insuffisance de leur matériel exigeait une révision de l'espèce.

Au cours d'un séjour en Côte d'Ivoire l'un de nous a retrouvé très souvent ce parasite sur les branchies de *Sphyraena piscatorum* Cadenat, 1964 dans la lagune Ebrié.¹

C'est à partir de cet important matériel que nous nous proposons de préciser l'anatomie et la biologie de ce Monogène.

Rhinecotyle crepitacula EUZET et TRILLES, 1960

Hôte: *Sphyraena piscatorum* Cadenat, 1964.

Habitat: Branchies.

¹ Recherches effectuées au Centre Suisse de Recherches scientifiques d'Adiopodoumé grâce à une subvention du Fonds National.

Localité: Adiopodoumé (Lagune Ebrié).

Matériel récolté: 120 individus.

Matériel étudié: 50 individus colorés au carmin acétique et montés *in toto*, 2 individus débités en coupes sériees transversales, 2 individus en coupes sériees sagittales.

MORPHOLOGIE

Rhinecotyle crepitacula est un Monogène de 2,5 à 5 mm de longueur et de 0,5 à 1 mm de largeur. Nous avons en outre récolté quelques formes jeunes, non mature, de taille nettement inférieure.

Le ver comprend deux parties distinctes: le corps proprement dit aplati dorso-ventralement et le haptateur postérieur (fig. 1).

A l'avant on a la bouche subterminale ventrale. A $200\ \mu$ environ sur la ligne médio-ventrale on distingue l'ouverture de l'atrium génital. A l'arrière, un léger étranglement sépare le corps du haptateur qui est formé d'une série de pinces et d'un organe oblong; ce dernier évoque la forme d'une « cuiller » dont le grand axe est parallèle à l'axe sagittal du corps; la concavité ventrale est divisée par un septa longitudinal et une série de 21 à 27 septes musculaires transverses en deux rangées parallèles de loculis rectangulaires (fig. 2).

Le bord du haptateur, à droite ou à gauche de la « cuiller » selon les individus, est pourvu de pinces alignées longitudinalement parmi lesquelles nous distinguerons trois séries que nous nommerons d'après leur position, série antérieure, série moyenne, et série postérieure. D'une manière générale les pinces sont d'un type que nous rapprochons du type *Microcotyle* mais elles présentent, suivant la série, d'importantes variations morphologiques.

Toutes ont une légère asymétrie qui différencie de part et d'autre du plan médio-longitudinal de la pince les deux moitiés de chaque mâchoire. La partie gauche est légèrement plus développée lorsque les pinces sont alignées à gauche du haptateur, la partie droite lorsque les pinces sont alignées à droite.

Chaque pince est formée par deux mâchoires musculaires soutenues par des pièces dures ou sclérites que nous désignerons selon la nomenclature généralement employée pour les pinces de *Microcotylidae*.

La série antérieure comprend, selon les individus, de 18 à 22 pinces. Leur mâchoire antérieure présente sur la ligne médiane une pièce a qui forme à l'extrémité distale un T à branches légèrement inégales. La branche la plus longue est du côté latéral à gauche si les pinces sont à gauche du haptateur, à droite si les pinces sont à droite. Ce sclérite médian se recourbe du côté proximal a_2 et passe dans la mâchoire postérieure où il s'élargit puis forme, de chaque côté du plan médian, une expansion latérale bien développée (a_3). Ce sclérite, à section trans-

FIG. 1.

Rhinecotyle crepitacula
 EUZET et TRILLES, 1960.
 Animal in toto en vue ventrale.

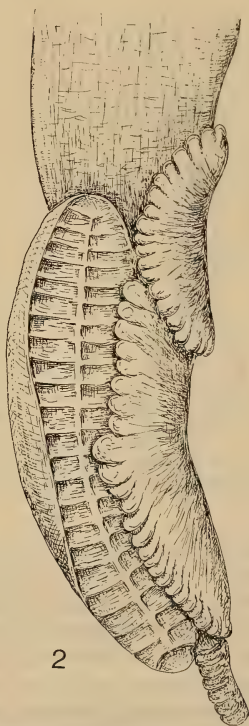


FIG. 2.

Rhinecotyle crepitacula
 EUZET et TRILLES, 1960.
 Hapteur; habitus d'après un individu
 fixé en place sur la branchie.

versale triangulaire, est creux de telle sorte qu'en vue antérieure les bords en paraissent épaissis. L'évidement central communique, par une série irrégulière de pores alignés sur la face antérieure du sclérite, avec les tissus de la pince. En a_3 l'arête interne forme une saillie sur laquelle vient s'articuler une pièce médiane postérieure que nous nommerons *f* (fig. 3).

Les bords de la mâchoire antérieure sont soutenus par des sclérites en lame *b*. Du côté proximal chaque sclérite *b* se courbe et forme dans le haut de la mâchoire

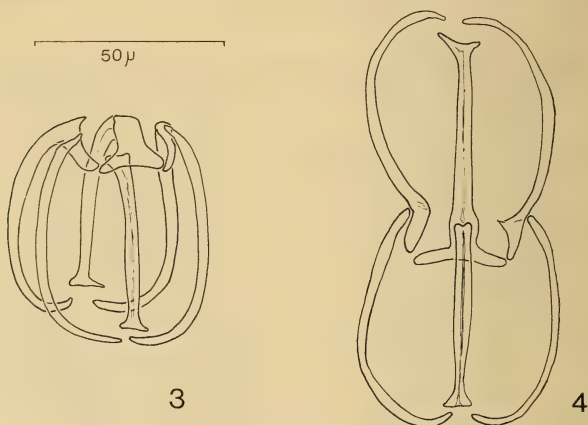


FIG. 3-4.

Rhinecotyle crepitacula EUZET et TRILLES, 1960.

FIG. 3: Pince de la série antérieure en vue postérieure.

FIG. 4: Disposition schématique des sclérites dans une pince ouverte de la série antérieure.

postérieure un prolongement qui vient s'appliquer contre l'extrémité de l'expansion latérale a_3 (fig. 3 et 4).

La dissymétrie de la pince se marque par une courbure légèrement plus accentuée du sclérite *b* latéral.

Dans la mâchoire postérieure le sclérite médian *f* débute au niveau de a_3 . Aussi long que *a*, il se termine, avec les pièces *c*, sur le bord distal de la mâchoire par un léger évaseement. Ce sclérite, plus clair dans sa partie centrale paraît creux. Les sclérites *c* en lame, articulés du côté proximal sur la courbure de *b*, soutiennent la lèvre de cette mâchoire. On constate la même dissymétrie latérale que chez *b*.

La taille des pinces de cette série augmente légèrement de l'arrière vers l'avant sauf parfois dans la région tout-à-fait antérieure où nous avons observé des pinces en formation. Les pinces les plus en arrière mesurent de $30 \times 35 \mu$ à $45 \times 40 \mu$, les autres pinces à dissymétrie mieux marquée de $50 \times 40 \mu$ à $60 \times 50 \mu$.

La série moyenne nettement séparée de la série antérieure par une profonde encoche du haptère compte de 22 à 26 pinces qui apparaissent et se forment dans la partie antérieure au niveau de l'encoche; ces pinces particulières ont des mâchoires de taille différente caractérisées par un élargissement de leur partie distale (fig. 5).

La mâchoire antérieure présente un sclérite médian *a* terminé, du côté distal, par un T à branches très inégales. Là encore la branche la plus longue marque la

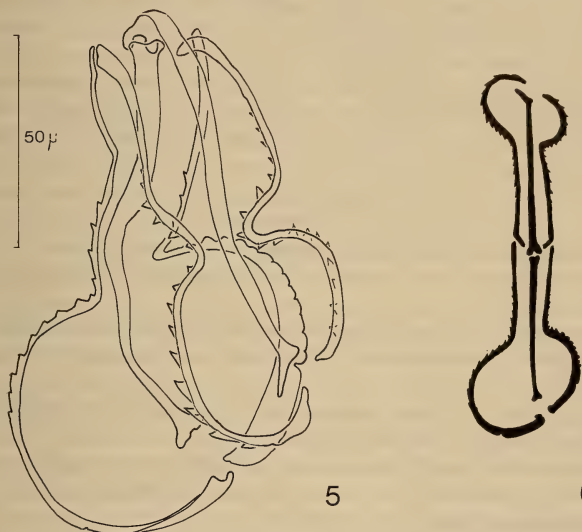


FIG. 5-6.

Rhinecotyle crepitacula EUZET et TRILLES, 1960.

FIG. 5: Pince de la série moyenne en vue antérieure.

FIG. 6: Disposition schématique des sclérites dans une pince ouverte de la série moyenne.

dissymétrie et se trouve du côté latéral à gauche si les pinces sont alignées à gauche du haptère, à droite si les pinces sont alignées à droite. Ce sclérite creux à section triangulaire se courbe très légèrement et se bifurque, dans la partie proximale de la pince, pour donner une structure en « pied de biche ». Comme précédemment, une série irrégulière de pores fait communiquer la cavité centrale avec les tissus de la pince. Les bords de la mâchoire antérieure sont soutenus par les sclérites *b*; très légèrement recourbés vers l'arrière à leur extrémité proximale ils

sont sur la moitié de leur longueur sub-rectilignes et parallèles à *a*; ils dessinent ensuite un demi-cercle et se terminent ventralement face à face au niveau de *a*. Ces sclérites *b* possèdent sur leur face interne une série continue de 15 à 20 denticules dont 3 ou 4 sur la partie rectiligne qui précède le demi-cercle. Ces denticules, d'abord forts et aigus, sont plus émoussés dans la partie distale. La dissymétrie se marque chez les sclérites *b* par des différences dans la courbure et dans la disposition des denticules.

La mâchoire postérieure ressemble à l'antérieure mais elle est beaucoup plus large dans sa moitié distale. Sur la ligne médiane on a un très long sclérite creux *f* articulé sur *a* et légèrement élargi à son extrémité ventrale. Les lèvres de la mâchoire sont soutenues par des sclérites *c* articulés sur *b* au niveau de la charnière. D'abord rectilignes et parallèles à *f* et *a*, ces sclérites dessinent un large demi-cercle dans leur moitié distale (fig. 5 et 6). La dissymétrie de la mâchoire est bien marquée et le demi-cercle du sclérite latéral est plus grand. La dissymétrie apparaît aussi dans la disposition des denticules qui garnissent la face interne. Chez le sclérite *c* latéral la lame présente dans sa partie distale une petite encoche, puis se fragmente en une série d'aspérités qui donnent progressivement des denticules aigus. Ces denticules disparaissent dans la partie proximale rectiligne du sclérite.

Chez le sclérite *c* axial l'encoche n'est pas nette, les denticules paraissent moins nombreux.

A leur extrémité distale les deux pièces *c* forment chacune vers l'intérieur une petite expansion arrondie sur lesquelles semble venir s'appuyer l'élargissement terminal de *f*.

La paroi interne des deux mâchoires est marquée de part et d'autre du plan médian par une série régulière de stries cuticulaires.

Nous donnons la taille de ces pinces particulières de la manière suivante: longueur de la pince, largeur maxima de la mâchoire antérieure, largeur maxima de la mâchoire postérieure.

Les dimensions des pinces de la série moyenne varient de

$$110 \times 40 \times 60 \mu \text{ à } 130 \times 50 \times 80 \mu$$

La largeur dans la partie proximale (sclérites parallèles) varie peu (20 à 25 μ).

La série postérieure comprend de 6 à 10 pinces à squelette identique à celui des pinces de la série antérieure. Leur taille (de $30 \times 35 \mu$ à $45 \times 40 \mu$) augmente légèrement de la pince postérieure à celle qui est le plus près de la série moyenne. Celle-ci est séparée par une légère encoche des pinces de la série postérieure qui sont disposées sur une expansion terminale du haptéur.

Les précisions que nous venons de donner complètent la description des pinces de *Rhinecotyle crepitacula* dont EUZET et TRILLES n'avaient donné que de simples schémas; ces derniers s'appliquent d'ailleurs à quelques pinces très aplaties du matériel original, mais nous avons retrouvé dans ce matériel tous les détails de structure que nous venons de préciser.

ANATOMIE

Dans la cavité buccale antérieure on trouve de chaque côté une ventouse musculaire dont la taille varie de $50 \times 30 \mu$ à $80 \times 50 \mu$. Les lèvres de ces ventouses sont munies d'une rangée régulière de minuscules papilles. Chaque ventouse est subdivisée par 3 cloisons transversales en quatre logettes subégales.

Le pharynx musculieux médian mesure de 45 à 65μ de diamètre; il s'ouvre dans la partie supérieure de la cavité buccale. Le canal bucco-œsophagien ventral est nettement visible aussi bien sur les coupes longitudinales que transversales (fig. 7).

L'œsophage est court. L'intestin donne deux branches qui descendent latéralement jusqu'au niveau du hapter. Chaque branche forme des caecums ramifiés plus importants du côté latéral que du côté axial (fig. 1).

SYSTÈME GÉNITAL

Appareil mâle. Nous avons observé de 60 à 80 masses testiculaires très irrégulières et dont la superposition dorso-ventrale rend le décompte difficile. Une révision du matériel original nous a aussi démontré que le nombre de testicules, sans atteindre les chiffres cités ci-dessus, était plus élevé que celui indiqué dans la description. Ces testicules sont situés dans le 1/3 postérieur du corps et remontent vers l'avant de part et d'autre de l'ovaire. Certains sont même situés entre les glandes vitellogènes à l'extérieur des branches digestives. Deux canaux déférents très larges et très contournés, bourrés de spermatozoïdes, sont nettement visibles, de part et d'autre du plan médio-sagittal, en avant de l'ovaire. Ils remontent de chaque côté du corps et se rétrécissent avant de s'unir sur la ligne médiane dans la région antérieure. Le canal déférent ainsi formé s'ouvre dans la partie postérieure de l'atrium génital juste au-dessus de l'utérus. Dorsalement et en avant de ces ouvertures, l'atrium forme une sphère à parois épaisses très musculueuses armées d'épines.

Il y a un demi-cercle antérieur de 12 à 16 petites épines serrées (20μ en moyenne) et en arrière un autre demi-cercle de 10 à 12 grandes épines (50μ en moyenne). L'ouverture mâle postérieure est surmontée par une masse musculueuse recouverte dans la lumière atriale par un semis de 20 à 40 petites épines à pointe légèrement recourbée (fig. 7).

Appareil femelle. L'ovaire dorsal, très contourné, débute entre les testicules sur le côté droit du corps. Il est d'abord situé sur ce même côté puis passe à gauche en formant deux anses antérieures plus ou moins marquées. Il remonte sur le côté gauche, passe à droite où il redescend entre les deux anses antérieures citées ci-dessus. A ce niveau il forme l'oviducte qui, croisant l'ovaire, se dirige vers

la partie médiane du corps où il reçoit le vitelloducte impair. L'oviducte dessine alors une petite anse antérieure au sommet de laquelle se détache le canal génito-intestinal qui va se jeter dans la branche droite de l'intestin. Il forme ensuite une boucle postérieure marquée par le débouché des glandes de Mehlis. L'ootype qui lui fait suite se continue par un long utérus médio-ventral qui se termine dans la partie postérieure de l'atrium génital.

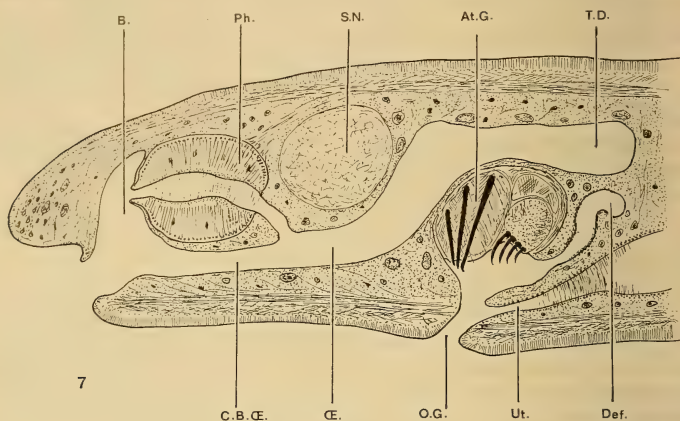


FIG. 7.

Rhinecotyle crepitacula EUZET et TRILLES, 1960. Coupe sagittale de la région antérieure.
At. G.: Atrium génital — B: Cavité buccale — C.B. Œ.: canal bucco-oesophagien — Def.: Canal déférent — Œ.: Oesophage — O.G.: Ouverture de l'atrium génital — Ph.: Pharynx — S.N.: Système nerveux — T.D.: Tube digestif — Ut.: Utérus.

Les vitellogènes occupent de chaque côté tout l'espace entre les caecums digestifs. Les vitelloductes transverses forment un chevron très prononcé et se réunissent sur la ligne médiane au niveau de l'ovaire. Le vitelloducte médian se jette dans l'oviducte.

Sur les coupes transversales nous avons observé des spermatozoïdes dans les vitelloductes transverses, mais nous n'avons pu déterminer le mode et le lieu de leur entrée. La question du vagin, qui paraît absent, reste donc posée. Les œufs sont réunis en chaîne par un mince filament polaire long de 400 à 500 μ . L'œuf proprement dit, fusiforme, mesure environ 150 μ de long et 30 μ de large.

BIOLOGIE

Comme nous l'avons dit dans la description les pinces du hapter sont alignées sur le côté droit du corps ou sur le côté gauche. Nous avons examiné la

position exacte de *Rhinecotyle* sur la branchie pour tenter d'expliquer cette dissymétrie.

Ces Monogènes sont attachés sur le bord d'un filament du côté de la fente branchiale. La « cuiller » est repliée longitudinalement en gouttière et enveloppe ce bord du filament. Alignées sur un des côtés du hapter, les pinces sont alors

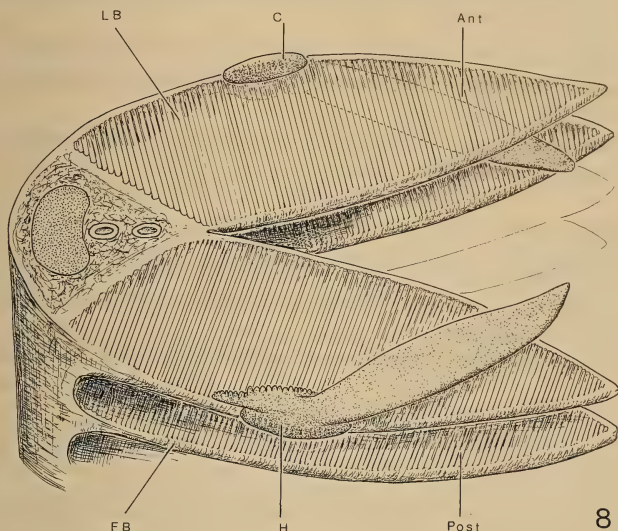


FIG. 8.

Rhinecotyle crepitacula EUZET et TRILLES, 1960.

Schéma de l'attachement de deux parasites sur la branchie du côté droit.

Ant.: Hemibranchie antérieure — C.: Organe en cuiller — F.B.: Filament branchial —
H.: Hapter — L.B.: Lamelles branchiales — Post: Hemibranchie postérieure.

situées sur une des faces du filament, chaque pince enserrant une ou plusieurs lamelles. Le hapter est en général à mi-hauteur du filament de telle sorte que l'extrémité du ver n'en dépasse pas l'apex. Le corps est libre dans la fente branchiale ou se glisse, en suivant le courant, entre deux filaments (fig. 8).

Les parasites se rencontrent sur tous les arcs sauf en position I et V, c'est-à-dire aux extrémités dorsales et ventrales. L'étude de l'attachement nous a montré que la disposition des pinces sur le côté droit ou sur le côté gauche du parasite est en relation directe avec l'emplacement sur la branchie. Les possibilités de fixation se présentent alors de la manière suivante:

I. Branchies du côté gauche.

A. Les parasites qui ont les pinces sur le côté *gauche* du hapter sont situés :

- soit sur un filament antérieur avec les pinces enserrant les lamelles supérieures de ce filament ;
- soit sur un filament postérieur avec les pinces enserrant les lamelles inférieures de ce filament.

B. Les parasites qui ont les pinces sur le côté *droit* du hapter sont situés :

- soit sur un filament antérieur avec les pinces enserrant les lamelles inférieures de ce filament ;
- soit sur un filament postérieur avec les pinces enserrant les lamelles supérieures de ce filament.

II. Branchies du côté droit. (La disposition peut être considérée comme inversée.)

A. Les parasites qui ont les pinces sur le côté *gauche* du hapter sont situés :

- soit sur un filament antérieur avec les pinces enserrant les lamelles inférieures de ce filament ;
- soit sur un filament postérieur avec les pinces enserrant les lamelles supérieures de ce filament.

B. Les parasites qui ont les pinces sur le côté *droit* du hapter sont situés :

- soit sur un filament antérieur avec les pinces enserrant les lamelles supérieures de ce filament ;
- soit sur un filament postérieur avec les pinces enserrant les lamelles inférieures de ce filament.

Nous pouvons résumer ces possibilités dans le tableau ci-dessous :

Branchie	Filament	Lamelle	Pince
<i>Gauche</i>	Antérieur	supérieure	gauche
		inférieure	droite
	Postérieur	supérieure	droite
		inférieure	gauche
<i>Droite</i>	Antérieur	supérieure	droite
		inférieure	gauche
	Postérieur	supérieure	gauche
		inférieure	droite

Nous avons trouvé un nombre sensiblement égal de *Rhinecotyle* à pinces gauches et à pinces droites. Il ne semble donc pas y avoir de place privilégiée sur la branchie.

Cette dissymétrie est du type fonctionnel et dépend directement de la position du parasite. Elle ressemble à celle que LLEWELLYN a décrit chez *Gastrocotyle trachuri* Van Ben. et Hesse, 1863 et paraît répondre aux mêmes lois.

DÉVELOPPEMENT

Les œufs placés dans l'eau de la lagune (26°; 20-5‰ NaCl) renouvelée deux fois par jour éclosent au bout de quatre jours. L'opercule se soulève au 1/5 de la longueur de l'œuf et les larves nageantes sont libérées.

Les larves, aplaties dorso-ventralement, mesurent en extension moyenne 175 à 200 μ de longueur et 70 à 75 μ de largeur (fig. 9). La ciliature se présente comme une bande latérale interrompue dans une courte zone au milieu du corps et au niveau du haptéur. L'extrémité antérieure où débouchent des glandes adhésives n'est pas ciliée. La partie post-haptoriale forme un cône entièrement recouvert de cils. Les cellules ciliées latérales recouvrent légèrement les faces dorsales et ventrales du corps.

La zone antérieure possède des soies courtes et raides différentes des cils locomoteurs. Entre ces soies débouchent de chaque côté une paire d'amas glandulaires, formés par des glandes unicellulaires situées plus en arrière dans le corps.

La tache oculaire dorsale qui a l'allure d'un x brun foncé est située à 40 μ de l'apex. Elle est formée par deux cupules pigmentaires accolées sur la ligne médiane.

Sur cette ligne médio-sagittale, à 80 μ de l'extrémité antérieure, le pharynx se présente comme une masse sphérique de 20 μ de diamètre. Le tube digestif sacciforme qui lui fait suite est rempli par des granules bruns et de gros globules clairs d'aspect huileux. On observe des gouttelettes claires dans tout le parenchyme.

Le haptéur sub-circulaire est situé dans le 1/4 postérieur du corps. Il est armé de crochets sclérifiés disposés symétriquement par rapport au plan médio-sagittal. Nous distinguerons ainsi de chaque côté de ce plan vers l'extérieur:

Le crochet postérieur en fléau: le manche rectiligne a 25 μ de longueur et la lame en serpe 15 μ (fig. 10).

Le crochet postéro-latéral est un crochet à « ogive » de 12 μ avec un manche de 8 μ et une lame de 4 μ environ (fig. 11).

L'hamuli a 30 μ , de long avec une lame de 20 μ , un manche de 8 μ plus court et plus grêle que la garde (10 μ) (fig. 12).

Les 4 crochets latéraux I, II, III, IV, à « ogive » ont 12 μ environ de longueur et sont identiques au postéro-latéral.

Nous avons pu étudier sur le vivant la disposition du système excréteur. Il existe en tout 8 protonéphridies.

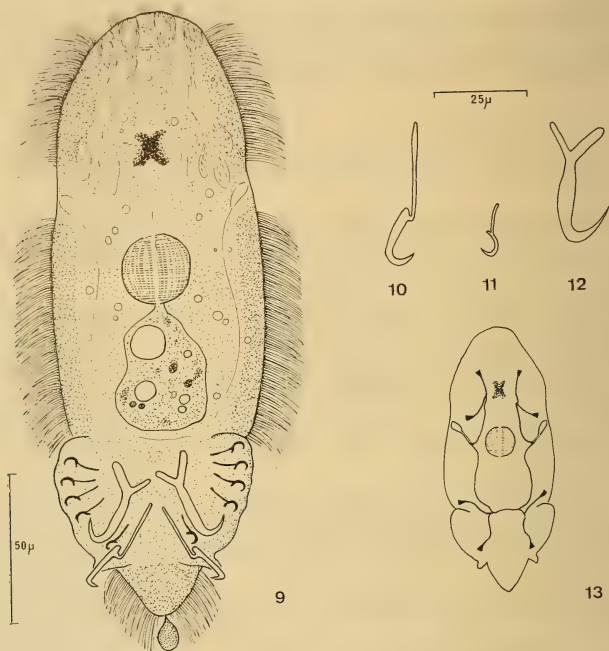


FIG. 9-13.

Rhinecotyle crepitacula EUZET et TRILLES, 1960.

FIG. 9: Larve nageante, FIG. 10 — Crochet postérieur,
FIG. 11: Crochet postérolatéral, FIG. 12 — Hamuli,
FIG. 13: Disposition du système excréteur.

Nous avons de chaque côté:

Une protonéphridie céphalique un peu en avant de la tache oculaire et une protonéphridie pharyngienne au niveau du pharynx forment le groupe antérieur. Leurs canalicules se rejoignent pour donner le canal antérieur descendant.

Une protonéphridie pleurale dans la partie latérale du corps et une protonéphridie haptoriale au niveau de l'hamuli dans le hapter forment le groupe postérieur. Les canalicules de ces deux protonéphridies se rejoignent pour donner le canal postérieur ascendant. Une anastomose transverse située juste en avant du hapter fait communiquer les canaux postérieurs droit et gauche.

Le canal postérieur se joint à l'antérieur pour former le tronc excréteur parfois élargi en vessie qui, au niveau du pharynx, débouche latéralement à la face dorsale du corps (fig. 13).

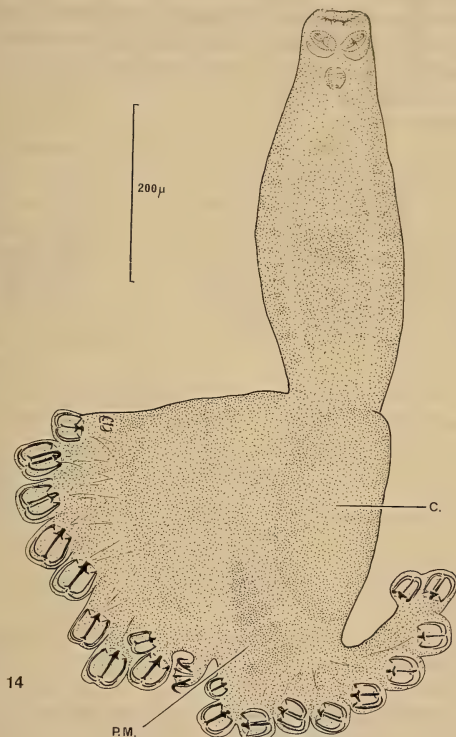


FIG. 14.

Rhinecotyle crepitacula EUZET et TRILLES, 1960.

Postlarve à 10 paires de pinces — Les pinces sont alignées de part et d'autre de la languette postérieure.

C. : Organe en « cuiller »

P. M. : Pinces de la série moyenne en formation.

Cette disposition a déjà été signalée chez plusieurs larves de *Polyopisthocotylea* (*Microcotyle*, *Gastrocotyle*).

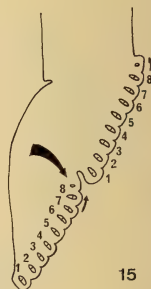
Les quelques post-larves et formes jeunes que nous avons pu recueillir nous ont permis de comprendre l'apparition de l'asymétrie. La plus petite post-larve

à notre disposition (800 μ de long) montre un élargissement du hapter mais est encore dépourvue d'organe en cuiller. L'extrémité postérieure du corps est marquée par une petite languette dans laquelle nous trouvons les 3 paires de crochets larvaires (postérieurs, postéro-latéraux et hamuli) sans transformations morphologiques importantes. De chaque côté de cette languette il y a une file de 10 pinces identiques (fig. 14).

MICROCOTYLE



RHINECOTYLE



15

FIG. 15.

Schéma comparatif du développement post larvaire de *Microcotyle* et de *Rhinecotyle*.

Une autre post-larve sensiblement de même taille avec elle aussi deux rangées de 10 pinces ne possède plus la languette postérieure avec les crochets larvaires.

Chez les formes jeunes les pinces sont alignées d'un côté du hapter et l'organe en cuiller est ébauché du côté opposé. Une forme jeune de 950 μ de longueur présente déjà sur un des côtés du hapter les trois séries de pinces caractéristiques de l'adulte (14 pinces dans la série antérieure, 6 dans la série moyenne, 9 dans la série postérieure).

Nous avons compté chez deux jeunes de 1 mm environ de longueur respectivement 14, 8 et 9 pinces et 15, 6 et 3 pinces.

Pour que les pinces soient alignées sur un côté du haptéur ce dernier subit des transformations impliquant en particulier une rotation à 90^0 vers l'intérieur de la moitié postérieure gauche ou droite. Ce mouvement entraîne la formation d'une expansion terminale sur laquelle on trouve la série postérieure de pinces. La pince la plus antérieure de cette série s'aligne à la suite de la pince la plus en arrière de l'autre rangée restée en place, toutes les pinces ayant ainsi la mâchoire antérieure vers l'avant. Il est évident que lorsque les pinces sont alignées sur le côté droit du haptéur ce sont les pinces gauches de la post-larve qui subissent la migration et vice-versa (fig. 15).

Ainsi une fois les pinces alignées celles de la série antérieure continuent leur formation à l'avant du haptéur, tandis que celles de la série postérieure qui prennent naissance au centre du haptéur acquièrent une morphologie très particulière et donnent la série moyenne, qui s'intercale ainsi entre les deux séries primordiales. C'est également à ce moment-là qu'apparaît l'organe en cuiller et dès lors le haptéur prend sa forme définitive. Il faut noter le nombre variable (3 à 10) de pinces de la série postérieure. Nous pouvons pour tenter de l'expliquer émettre deux hypothèses :

ou bien il y a disparition mécanique progressive des pinces les plus postérieures ;
ou bien la formation des pinces particulières de la série moyenne est sous la dépendance de facteurs inconnus ; si le stimulus agit tôt, il y a peu de pinces postérieures, s'il agit tard il y en a davantage.

Seule l'expérimentation pourrait trancher entre ces deux possibilités.

CONCLUSION

La redescription de *Rhinecotyle crepitacula* EUZET et TRILLES, 1960 que nous venons de faire nous a permis de corriger certaines données anatomiques. En particulier les deux canaux décrits originellement comme des vagins sont en réalité des canaux déférents. Cette disposition des voies génitales mâles ne paraît pas encore avoir été signalée chez les Monogènes *Polyopisthocotylea*.

L'étude des deux types de pinces permet de préciser leur structure et la morphologie des sclérites. Malgré les différences notées, toutes ces pinces peuvent être considérées comme appartenant au type *Microcotyle*.

La larve de *Rhinecotyle crepitacula* que nous avons obtenue expérimentalement ressemble à celle des espèces du genre *Microcotyle* et confirme la place systématique de *Rhinecotyle* dans la famille des *Microcotylidae*. Le système excréteur de cette larve est du type primitif à quatre paires de protonéphridies.

La description des post-larves nous permet de comprendre comment s'accomplit l'alignement des pinces dans le haptéur et comment apparaît l'asymétrie. Ces mouvements sont particulièrement originaux et peuvent se comparer à

l'alignement fonctionnel des 2 rangées de pinces tel que l'a décrit BOVET 1966 chez *Diplozoon paradoxum*.

Le problème de l'apparition dans la file migratrice de pinces à squelette particulier reste posé. Seule l'expérimentation permettrait de savoir à quel moment de l'ontogénèse ce phénomène apparaît.

D'après la structure des pinces et la morphologie de la larve nageante *Rhinecotyle crepitacula* doit être placé parmi les *Microcotylidae*. Mais l'asymétrie particulière du hapter, que nous pensons cependant avoir retrouvé chez *Axine belones*, et le squelette profondément différent des deux types de pinces peuvent faire de *Rhinecotyle* le type d'une sous-famille nouvelle parmi les *Microcotylidae*. S'il en est ainsi, la systématique de la famille reste entièrement à revoir.

RÉSUMÉ

Un complément est donné à la description de *Rhinecotyle crepitacula* EUZET et TRILLES, 1960 d'après des parasites récoltés sur les branchies de *Sphyraena piscatorum* CADENAT, 1964 dans la lagune Ebrié à Abidjan (Côte d'Ivoire).

Les points suivants de la biologie ont été étudiés:

- Le mode d'attachement du parasite adulte sur les branchies, avec asymétrie du type fonctionnel.
- La larve ciliée, dont l'armature et le système excréteur sont du type *Microcotylidae*.
- Les stades post-larvaires qui ont permis de comprendre l'apparition de l'asymétrie.

SUMMARY

A complementary description of that of *Rhinecotyle crepitacula* EUZET and TRILLES, 1960 is given based on parasites taken from the gills of *Sphyraena piscatorum* CADENAT, 1964 in the Ebrié Lagoon at Abidjan (Ivory Coast). The following points of their biology have been studied:

- The mode of attachment of the adults to the gills with asymetry of the functional type.
- The ciliated larva, the hooks and excretory system of which are of the *Microcotylid* type.
- The post larval stages which have made possible the comprehension of the origin of the asymetry.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Beschreibung von *Rhinecotyle crepitacula* Euzet und Trilles, 1960 wird ergänzt auf Grund von Tieren, die an den Kiemen von *Sphyraena piscatorum* Cadenat, 1964 in der Lagune Ebrié in Abidjan (Elfenbeinküste) schmarotzen. Folgende Elemente ihrer Biologie wurden studiert:

- Die Art der Anheftung des erwachsenen Parasiten an den Kiemen samt der funktionell bedingten Asymmetrie.
- Die bewimperte Larve, deren Haken und Exkretionssystem vom Typ *Microcotylidae* sind.
- Die postlarvalen Stadien, die die Erscheinung der Asymmetrie verständlich machten.

BIBLIOGRAPHIE

- BAER, J. G. et L. EUZET. 1961. *Monogènes in Traité de Zoologie* publié sous la direction de P.P. Grassé. Vol. IV (1): 243-325.
- BOVET, J. 1967. *Contribution à la morphologie et à la biologie de Diplozoon paradoxum* V. Nordmann, 1832. Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. nat., 90: 63-159.
- BYCHOWSKY, B. E. 1957. *Monogeneticheskie sosaltchiki ik sistema i filogenia* (en russe). Pub. Lab. Zool. Acad. Sc. U.R.S.S., Leningrad: 1-509.
- EUZET, L. 1957. *Larves gyrodactyloides nageantes de quelques Microcotylidae (Trematoda, Monogenea)*. Bull. Soc. Neuchâtel. Sc. Nat., 80: 187-194.
- 1958. *Sur le développement post-larvaire de Microcotylidae (Monogenoidea, Polyopisthocotylea)*. Bull. Soc. Neuchâtel. Sc. Nat., 81: 79-84.
- et A. MARC. 1963. *Microcotyle donavini Van Beneden et Hesse, 1863 espèce type du genre Microcotyle Van Beneden et Hesse, 1863*. Ann. Parasit., 38 (6): 875-886.
- et J. P. TRILLES. 1960. *Sur deux Monogènes nouveaux de Sphyraena sphyraena* L. (Teleostei — Sphyraenidae). Bull. Soc. Zool. France, 85 (2-3): 189-198.
- KINGSTON, N., W. A. DILLON et W. J. HARGIS. 1969. *Studies on larval Monogenea of fishes from the Chesapeake Bay area. Part I*. J. Parasitol., 55 (3): 544-558.
- LLEWELLYN, J. 1959. *The larval development of two species of gastrocotylid trematodes parasites from the gills of Trachurus trachurus*. J. Mar. Biol. Ass. U.K., 38: 461-467.
- 1963. *Larvae and larval development of Monogeneans*. Advances Parasit., 1: 287-326.
- 1968. *Larvae and larval development of Monogeneans*. Advances Parasit. 6:, 373-383.
- NAGIBINA, L. F. 1969. *The morphology and development of Pricea multae Chauhan (Monogenoidea)*. Vol. Jub. du Prof. BYCHOWSKY. Parasitolog. sb., 24: 197-207.
- YAMAGUTI, S. 1963. *Systema helminthum. IV — Monogenea and Aspidocotylea*. Inter-science publ. N.Y.: 1-699.



Une pullulation de campagnols terrestres (*Arvicola terrestris* (L.)) (*Mammalia: Rodentia.*)

par

J. MOREL et A. MEYLAN

Station fédérale de Recherches agronomiques, 1260 Nyon

(Avec 2 tableaux et 1 figure dans le texte)

INTRODUCTION

En Suisse, plusieurs espèces de rongeurs occasionnent des dégâts dans les prairies et les cultures. Les dommages les plus importants étant causés par le campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L), c'est à l'étude de cette espèce que se consacre principalement le Service de Zoologie des Vertébrés de la Station fédérale de Recherches agronomiques à Nyon. Le but final consistant à mettre au point des méthodes de lutte efficaces contre ce rongeur, il est indispensable dans une première étape d'approfondir nos connaissances sur sa biologie. Cette partie de nos recherches fait l'objet du travail de thèse de l'un des auteurs (J. M.) et, dans cette note préliminaire, le nombre des références bibliographiques a été limité.

En Europe occidentale, seul un petit nombre de travaux a été publié sur le campagnol terrestre. Les données actuelles ne peuvent être généralisées vu que sous l'espèce *A. terrestris* sont regroupées plusieurs formes très différentes tant par leur aspect morphologique que par leur mode de vie. Notre étude porte sur quelques populations de petites formes fouisseuses d'*A. terrestris*, lesquelles sont répandues des Tatras au nord de l'Espagne. Il est difficile de leur assigner une position systématique précise. Les campagnols terrestres occupant en Suisse le nord des Alpes sont rattachés généralement à la sous-espèce *A. t. exitus* (Miller) qui ne diffère en fait guère de la sous-espèce *A. t. scherman* (Shaw), décrite précédemment comme espèce (voir MILLER, 1912). Il est possible qu'il existe des « clines » reliant les différentes petites formes terrestres de ce campagnol.

Les recherches entreprises sont fondées sur l'analyse de la reproduction et de la croissance en élevage d'*A. terrestris* et, parallèlement, sur l'examen de trois populations de régions différentes, le Jura, le Plateau et les Préalpes. La présente note fait état de la pullulation de ce rongeur observée en 1968 et 1969 dans la population des Préalpes, le terrain d'étude consistant en prairies permanentes situées dans la plaine gruérienne à l'ouest de Bulle (Fribourg) à une altitude de 800 m.

L'étude de l'évolution des populations de petits mammifères aux mœurs exclusivement souterraines ne peut être conduite d'une manière satisfaisante par la méthode classique de capture et recapture vu les modifications apportées aux réseaux de galeries par la pose des pièges dans le sol. Aussi avons-nous choisi, en raison de l'uniformité apparente des prairies et de la densité des campagnols terrestres durant cette période de l'étude, d'effectuer des piégeages exhaustifs en divers points de la zone étudiée et à différents moments de l'année. En examinant la densité et la structure de la population sur la base de ces échantillons, il est alors possible de suivre son évolution.

MÉTHODES

Bien que les méthodes utilisées aient été décrites en détail dans un précédent travail (MEYLAN et MOREL, 1969), nous les rappellerons brièvement. Les piégeages exhaustifs sont effectués dans des carrés de 30 m de côté. Sur cette surface de 900 m², les galeries sont méthodiquement repérées à l'aide d'une canne-sonde et des trappes-pinces sont placées dans toutes les galeries découvertes à des intervalles minima de 2 mètres. Les pièges sont posés à partir de la périphérie vers le centre du carré, leur nombre variant suivant la densité des terriers. Le piégeage est effectué durant trois jours consécutifs, méthode préconisée par SPITZ (1963, 1969), mais en fait, il peut s'étendre sur quatre ou cinq jours si toutes les trappes ne peuvent être tendues au cours de la première journée. Les *A. terrestris* se laissent prendre très facilement et, d'une manière générale, le 70 % de la population est déjà prélevé au cours de la première journée de capture.

Tous les animaux piégés sont alors pesés, mesurés, disséqués et leur état physiologique est noté. Les yeux sont prélevés et fixés au formol 10 % en vue de la pesée des cristallins après dessiccation. Tous les individus sont conservés sous forme de peaux et crânes.

La détermination de l'âge des campagnols sur la base de caractères morphologiques classiques étant fort imprécise, nous avons choisi de nous fonder sur le poids du cristallin de l'œil dont l'augmentation est linéaire par rapport au logarithme de l'âge. Cette méthode mise au point par LORD en 1959 est couramment utilisée dès cette date. Elle a fait l'objet d'une première revue bibliographique

et d'une analyse critique par FRIEND (1967 a, b et c). Dans la même population d'*A. terrestris* de Bulle, des individus ont été capturés vivants en 1968 et 1969 et, sur la base des sujets nés en captivité (F 1) sacrifiés à des âges déterminés, une première courbe de base des poids du cristallin par rapport à l'âge a pu être tracée. L'établissement de cette courbe étalon n'étant pas complètement achevé, c'est par référence à ces données encore provisoires, mais déjà très précises, que l'âge des animaux capturés a été déterminé.

RÉSULTATS

La présente étude porte sur quatre piégeages exhaustifs effectués à partir de l'automne 1968. Le tableau I donne, en regard des dates des captures, les nombres d'individus trappés dans les carrés piégés. Les densités, soit les nombres d'individus par hectare, sont calculées à partir de ces données. Il y a cependant lieu de tenir compte de l'« effet de bordure », c'est-à-dire de la capture des individus dont les domaines vitaux sont coupés par les limites de la surface piégée. Les premières recherches effectuées par TAHON (1969) en Belgique et par HAMAR en Roumanie (comm. pers.) sur les mouvements de formes fouisseuses d'*A. terrestris* par marquage radioactif, ainsi que nos propres observations sur le terrain, indiquent que les domaines vitaux doivent être relativement petits. Aussi pouvons-nous admettre que la surestimation de densité due à l'effet de bordure ne doit pas dépasser 25 % et que la densité réelle doit se situer dans les limites figurant dans la quatrième colonne du tableau I.

TABLEAU I

Résultats des piégeages exhaustifs et densités de population chez *A. terrestris*. A. Nombre d'individus capturés sur 900 m². B. Densité calculée soit nombre d'individus/hectare. C. Limites de la densité probable.

Dates des piégeages	A	B	C
automne 1968 (24—29.10)	40	444	333 — 444
printemps 1969 (2—6.4)	53	588	441 — 588
été 1969 (11—13.7)	86	978	733 — 978
automne 1969 (21—26.10)	194	2155	1616 — 2155

Les nombres et les pourcentages de ♂♂ et de ♀♀ dans chaque échantillon sont reportés dans le tableau II ainsi que la proportion des ♀♀ portantes. Les

♀♀ sont considérées portantes quand elles montrent des embryons visibles ou des corps jaunes actifs, accompagnés ou non de cicatrices d'implantation.

TABLEAU II.

Répartition des ♂♂ et des ♀♀, et proportion des ♀♀ portantes dans les piégeages exhaustifs d'*A. terrestris*.

Dates des piégeages	♂♂		♀♀		♀♀ portantes	
	n	%	n	%	n	% (♀♀)
automne 1968 (24—29.10)	23	57,5	17	42,5	1	5
printemps 1969 (2—6.4)	18	34	35	66	16	45
été 1969 (11—13.7)	36	42	50	58	14	28
automne 1969 (21—26.10)	88	45	106	55	5	5

Enfin, sur la base de l'âge des *A. terrestris* déterminé par la méthode du poids du cristallin décrite ci-dessus, il est possible de dresser un diagramme de la structure de population lors de chaque piégeage. Dans la figure 1, nous avons reporté les nombres de campagnols terrestres capturés en regard de leur date de naissance présumée, en désignant graphiquement les ♂♂, les ♀♀ et les ♀♀ portantes. Les âges sont donnés par classes d'un mois à partir de 15 jours, âge auquel les jeunes commencent à sortir du nid. Ainsi, dans chaque diagramme, la première colonne sise à gauche de la flèche indiquant la date du piégeage, groupe les individus âgés de 15 jours à 6 semaines, la deuxième, ceux âgés de 1½ mois à 2½ mois et ainsi de suite. Il faut noter ici que ces schémas de structure de population ont un caractère provisoire, la courbe de référence des poids de cristallin étant encore en cours d'établissement. Ils ne subiront vraisemblablement que des modifications mineures, la précision de la détermination de l'âge étant de quelques jours pour les sujets âgés d'un mois et de l'ordre d'un mois pour ceux d'une année.

Les données résumées dans les tableaux I et II ainsi que dans la figure 1 nous permettent de faire quelques commentaires sur la pullulation d'*A. terrestris* que nous avons pu suivre.

En automne 1968, la densité de population est déjà relativement élevée puisque voisine de 400 individus/hectare. L'échantillon prélevé ne se compose que d'individus âgés de moins de 7 mois, soit de sujets nés au cours de l'été. Le nombre des ♂♂ est légèrement supérieur à celui des ♀♀, dont une seule est notée portante.

Le piégeage effectué au printemps 1969 nous montre d'une part une très nette disparition des sujets nés au printemps et en été 1968 et une survivance de

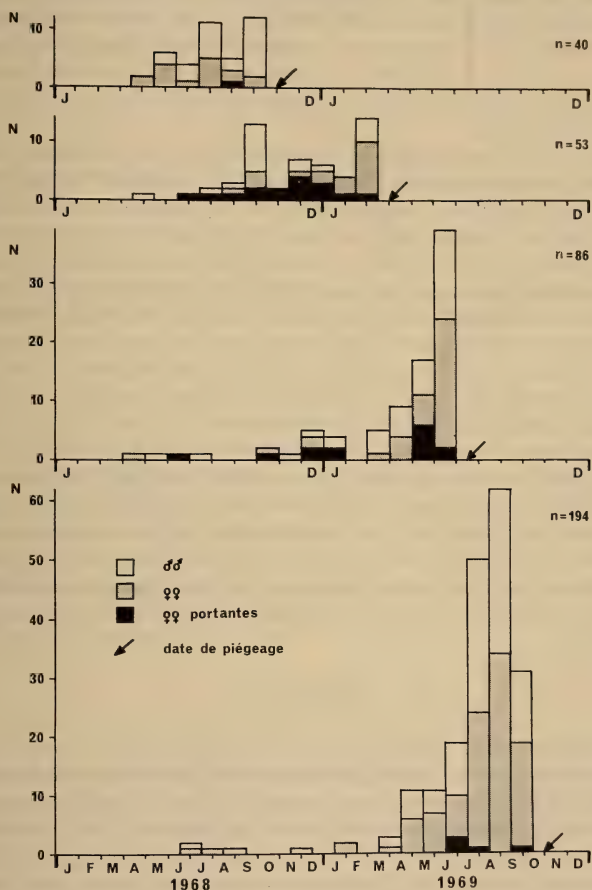


FIG. 1.

Diagrammes des structures de population d'*A. terrestris*.
Voir explications dans le texte.

ceux nés en automne. Nous trouvons d'autre part une forte proportion de jeunes individus, nés peu avant l'échantillonnage. Entre ces deux groupes se situent quatre classes d'âges indiquant que la reproduction s'est poursuivie durant l'hiver. Ces phénomènes ont entraîné une augmentation de la densité de population supérieure à 25%. Les ♀♀ sont à ce moment presque deux fois plus nombreuses que les ♂♂ et près de la moitié d'entre elles sont portantes, surtout celles âgées de plus de 2½ mois.

En été 1968, une partie de la population présente au printemps a disparu, remplacée par de jeunes individus dont le nombre a augmenté très fortement en mai et juin. Les ♀♀ sont toujours en surnombre, mais d'une manière moins marquée qu'au printemps. Le pourcentage des ♀♀ portantes a diminué, mais la maturité sexuelle semble atteinte en moyenne plus précocement.

L'explosion démographique enregistrée en été se poursuit en automne 1969, la population atteignant alors une densité extrêmement élevée. L'échantillon prélevé nous montre que cette dernière a presque quadruplé au cours de la belle saison. Comme l'automne précédent, nous constatons une nette diminution de l'activité reproductrice, seul le 5% des ♀♀ étant encore portantes. Le rapport des sexes dans la population tend à s'équilibrer.

Il est vraisemblable qu'en automne 1969, la population d'*A. terrestris* étudiée a atteint son maximum de densité et que, dans la suite de nos travaux, nous allons observer une diminution importante de ces rongeurs. Dès le début de notre étude, les prairies étaient densément habitées par les campagnols terrestres. Au cours de cette pullulation, ils ont exploité systématiquement les ressources alimentaires disponibles, détruisant ainsi une part importante de la végétation tant par la consommation que par le bouleversement du sol dû à leur activité fouisseuse.

DISCUSSION

Si les mécanismes ayant conduit à cette surpopulation sont encore obscurs, nous devons cependant relever que la reproduction qui s'est poursuivie au cours de l'hiver 1968-1969 a entraîné une augmentation de la densité de population déjà élevée en automne. Plusieurs auteurs, parmi lesquels VAN WIJNGAARDEN (1954), notent un très net fléchissement, voire un arrêt total de la reproduction entre novembre et mars chez *A. terrestris*, phénomène que nous avons pu constater dans nos propres élevages. Il n'est pourtant pas impossible que les conditions particulières d'enneigement sur un sol non gelé aient permis cette reproduction hivernale. Ce phénomène semble assez exceptionnel chez le campagnol terrestre comme chez de nombreuses autres espèces de petits rongeurs européens (DELOST, 1968). La pullulation de l'automne 1969 pourrait ainsi résulter d'une reproduction estivale normale, mais à partir d'une population qui, au printemps, était déjà

particulièrement élevée et dans laquelle les ♀♀ étaient en surnombre. Ce n'est que par des études comparées de longue durée sur diverses populations que nous pourrions connaître avec précision la valeur des facteurs affectant la dynamique des populations de campagnols terrestres.

RÉSUMÉ

Une pullulation du campagnol terrestre, *Arvicola terrestris* (L.), a été étudiée dans les prairies des environs de Bulle (Fribourg) sur la base de quatre piégeages exhaustifs effectués en 1968 et 1969. L'examen des animaux capturés et la détermination de leur âge par la méthode du poids du cristallin de l'œil a permis d'analyser l'évolution de la structure de la population. L'explosion démographique observée en automne 1969 peut s'expliquer en partie par une reproduction hivernale exceptionnelle ayant conduit à une population anormalement élevée au printemps déjà.

ZUSAMMENFASSUNG

Eine starke Vermehrung der Osterschermäus, *Arvicola terrestris* (L.), in den Wiesen in der Umgebung von Bulle (Freiburg), wurde aufgrund von vier in den Jahren 1968 und 1969 durchgeführten Bestimmungen des Totalbestandes auf gegebenen Flächen studiert. Die Untersuchung der gefangenen Tiere und ihre Alterseinstufung durch die Gewichtsbestimmung des Augenkristalls erlaubte eine Analyse der Entwicklung der Bevölkerungsstruktur. Die im Herbst 1969 beobachtete demographische Explosion kann zum Teil dadurch erklärt werden, dass eine ungewöhnliche Fortpflanzung bereits im Winter zu einer abnorm hohen Bevölkerung im Frühling geführt hat.

SUMMARY

A pullulation of Water Vole, *Arvicola terrestris* (L.), has been studied in the meadows of the surroundings of Bulle (Fribourg) on the base of four exhaustive trappings made in 1968 and 1969. The examination of the captured animals and the determination of their age by the method of eye-lens weight has allowed the analysis of the evolution of the structure of population. The demographic explosion observed in autumn 1969 can be explained partly by an exceptional winter reproduction which has led to an already abnormally high population in the spring.

BIBLIOGRAPHIE

- DELOST, P. 1968. *Etude comparative de la reproduction chez quelques rongeurs sauvages non hibernants dans différentes régions de France*. In: CANIVENC, R. *Cycles génitaux saisonniers de Mammifères sauvages*. Masson & Cie, Paris.
- FRIEND, M. 1967a. *A review of research concerning eye-lens weight as a criterion of age in animals*. N.Y. Fish and Game Jour., 14: 152-165.
- 1967b. *Some observations regarding eye-lens weight as a criterion of age in animals*. N.Y. Fish and Game Jour., 14: 91-121.
- 1967c. *Relationship between eye-lens weight and variations in diet*. N. Y. Fish and Game Jour., 14: 122-151.
- LORD, R. D., Jr. 1959. *The lens as an indicator of age in Cottontail Rabbits*. J. Wildl. Mgmt., 23: 358-360.
- MEYLAN, A. & J. MOREL. 1969. *Capture et élevage d'Arvicola terrestris (L.) : premiers résultats*. Rapport de la Conférence internationale sur les Rongeurs, Helsinki-Otaniemi, 1-3 septembre 1969. Publication de l'OEPP, Paris (sous presse).
- MILLER, G. S. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia)*. British Museum, London.
- SPITZ, F. 1963. *Les fluctuations de population chez Microtus arvalis Pallas dans les polders de la baie de l'Aiguillon (Vendée)*. C.R. Acad. Sci. Paris, 257: 3491-3494.
- 1969. *L'échantillonnage des populations de petits mammifères*. In: LAMOTTE, M. & F. BOURLIÈRE. *Problèmes d'Ecologie : L'échantillonnage des peuplements animaux des milieux terrestres*. Masson & Cie, Paris.
- TAHON, J. 1969. *Considérations sur les déplacements d'un Arvicola terrestris sherman Shaw, marqué avec un traceur radioactif*. Parasitica, 25: 179-182.
- VAN WIJNGAARDEN, A. 1954. *Biologie en bestrijding van de woelrat Arvicola terrestris terrestris (L.) in Nederland*. Mededeling No. 123 van de Plantenziektenkundige Dienst te Wageningen. 147 pp.
-

Survie et croissance insolites de Cobayes femelles hypophysectomisées.^{1 2}

par

K. PONSE et A. VECSEY

Laboratoire d'Endocrinologie expérimentale, Université de Genève

(Avec 7 tabelles)

L'hormone de croissance de l'hypophyse a été nettement caractérisée dès 1916 chez les Batraciens et 1922 chez les Rats. Purifiée et standardisée par l'école d'Evans (1939-1949), sa structure a été établie par CHO-HAO-LI, à Berkeley, en 1966: c'est une macromolécule composée de 188 acides aminés. Le poids de jeunes Rats hypophysectomisés, en pleine période de forte croissance, à 21-28 jours, descend à un plateau stable et ils restent « nains ». Evans a aussi obtenu, par injections, des Rats géants, de plus de 900 gr. Bref, dans toutes les classes de Vertébrés, l'hormone somatotrope STH a été bien caractérisée et nous connaissons les nombreuses petites cellules qui la sécrètent: critères cytologiques, cytochimiques et aspect au microscope électronique à très gros granules. On a pu étudier leur action *in vitro*, si on leur ajoute le facteur hypothalamique qui les décharge. Il existe des variétés de cette macromolécule, ce qui confère à ces différentes somatotropines une spécificité d'action zoologique. Chose curieuse alors que le Rat, ultrasensible, répond à presque toutes ces hormones de croissance, l'homme et le Cobaye se montrent réfractaires à plusieurs d'entre elles, tandis que leur propre somatotropine agit sur d'autres espèces. Notons donc d'emblée un comportement spécial du Cobaye par rapport au Rat, par exemple.

Reprenant, avec M^{me} VECSEY, des expériences de 1967-1968 qui nous avaient réservé une surprise inattendue; une survie de 4 à 6 mois de sujets hypophy-

¹ Nous tenons à remercier le fonds National Suisse de la Recherche Scientifique qui a permis la réalisation de ce travail (N° 3.156.69).

² L'une de nous, Kitty PONSE, dédie ce travail au Professeur Robert MATTHEY, en hommage d'admiration pour son œuvre et en fidèle amitié.

sectomisés totalement; la glande aspirée au vide dans un tube intermédiaire a été fixée, son intégrité reconnue en ce qui concerne le lobe distal; par ailleurs, ovaires, tractus génitaux et surrénales étaient typiquement involués et les cycles sexuels absents pendant tout ce temps: orifice vaginal fermé. Nous indiquerons les poids et l'état de ces glandes en décrivant la nouvelle série. D'où ces opérées tiraient-elles le facteur de croissance (gain pondéraux de 49 à 114 gr., surtout au cours des 4^e, 5^e et 6^e mois)? Comment expliquer cette survie prolongée en très bon état avec mort accidentelle, le même jour, due à un brusque arrêt du chauffage? Comment expliquer cette métabolisation apparemment normale des protides et des glucides en présence de surrénales complètement atrophiées, de thyroïdes inactives et d'ovaires dégénérés? Seule l'adiposité exagérée de ces hypophysoprives témoignait de l'absence de transfert des lipides depuis les dépôts, faute de somatotrope.

Or, en même temps que nous, et indépendamment, KNOBIL, à Pittsburgh et le groupe de BARBARA CLAYTON, en Angleterre, découvraient « the vexing problem of hypophysectomized Guinea Pigs » (KNOBIL). La croissance a été étudiée sur radiographies totales du squelette et le cartilage de conjugaison du « plateau du tibia », test hypersensible chez le Rat. Le métabolisme azoté a été examiné *in vivo* et *in vitro*; l'adiposité mesurée sur les lobes graisseux para-utérins et dorso-lombaires péritonéaux. Knobil a gardé ses femelles opérées 60 jours et ses mâles 80 jours. Clayton les a observés plus longuement. Nous avons nos premiers résultats après 4-6 mois: nous avons donc décidé de reprendre la question en hiver 1969 et nos opérés ont tous survécu 3 mois $\frac{1}{2}$, une bonne partie ayant actuellement (avril) dépassé les 5 mois: ce n'est pas une petite performance pour quiconque connaît l'extrême difficulté de l'hypophysectomie chez le Cobaye; on le doit au talent tout particulier de M^{me} Vecsey. Bien sûr, il y a eu des opérations « ratées » et un certain nombre de nos femelles n'étaient que subtotaletement hypophysectomisées, ce que démontraient le retour ou la persistance des cycles sexuels — de même que certaines femelles que nous avons volontairement laissées avec $\frac{1}{2}$ ou plus d'hypophyse: or, ce sont justement ces cas-là qui sont les plus intéressants et qui nous ont permis de réhabiliter le rôle somatotrope de la pré-hypophyse, malgré la possibilité d'une croissance « de base » (environ des deux tiers de la normale), en l'absence du lobe distal.

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Tous nos Cobayes étaient juste pubères ou prépubères (\pm 410 gr) et venaient d'une souche jurassienne commune et d'un même lot. Ils ont été alimentés de la même façon (betteraves, son +1% de vitamine C., foin, salade) soumis à un éclairage minuté de 14 heures par jour et maintenus autant que possible à 20° C.

Ceci est très important, et les bouleversements actuels dans la Station d'Endocrinologie ont coûté la vie à 10 Cobayes totalement hypophysoprives après 3 mois et demi de survie!

Chaque animal avait son graphique pondéral et sexuel, grâce aux pesées quotidiennes et à l'examen de leur orifice vaginal. A la fin de chaque mois (30 jours) nous avons établi un *index mensuel* de croissance (gain: $30 = \text{gr/jour}$); à comparer avec l'unité Rat standard: augmentation quotidienne de $+1 \text{ gr/jour}$, pendant 10 jours, sur Rats hypophysectomisés à 28 jours et injectés du 38^e au 48^e jour. Au bout de 3 mois, nous avons calculé l'*index trimestriel*, avant d'avoir subi aucune perte de nos opérées. Sept témoins absolus ont été pesés tous les 7 jours et leurs index calculés; de plus chaque animal était son propre témoin par l'étude de sa croissance avant l'opération. Enfin, nous avons autopsié 10 témoins de 410 gr. et après avoir réuni sur un même tableau, les graphiques des animaux d'une même catégorie, nous avons calculé les poids moyens de chaque pesée et réuni ainsi toutes les « courbes moyennes », caractéristiques de chaque groupe. En prenant le jour de l'opération comme point de départ, que l'opération ait été totale ou partielle, on a superposé la courbe des témoins au moyen du jour où l'alimentation aux betteraves a débuté pour tous les animaux à la fois: le 17 octobre. Sur cet ensemble de courbes, les traits pleins représentent les groupes à ablation totale, les traits discontinus, de la même couleur, les courbes moyennes des Cobayes partiellement hypophysectomisés.

	Nombres	♀	cycles	reliquats	observations
Groupes A	8	»	0	0	3 m 1/2
Groupe A'F	6	»	+	+	3 à 5 mois
Groupe G	7	»	+	témoins absolus, 1 hyp.	3 à 7 »
Groupe B	5	»	0	0	3 à 5 »
Groupe DB ₁	3	»	+	— H	3 à 5 »

ou rut perm. partiel. 1/10 à 9/10.

(Les groupes B et DB, ont reçu $21 \times 40 \text{ UI Physex}$, au 1^{er} mois: d'où masculinisation des femelles, puis régression de celle-ci).

Groupe C: 2 ♀ acycliques, — H totale, 0 rel. observ.	3 à 5 mois.
Groupe E: 2 ♀ à cycles, — H partielle: 1/2 à 1 H.	3 à 5 mois.

(Les groupes C et E ont reçu plus de 120 injections de 40 UI Physex dont le facteur masculinisant LH a été neutralisé presque complètement par immunologie: disparition des androgènes anabolisants, vérifiée chimiquement et régression progressive de la virilisation, ce qui fait partie d'un autre plan de recherches).

Au total 33 nouveaux cas auxquels il faut ajouter les 4 anciens. De ces 37 Cobayes 19 n'ont pas d'hypophyse et 18 en ont des quantités variées.

Sur ce nombre, nous avons autopsié:

4 femelles de 1968 après 4 à 6 mois
 8 » de 1970 après 3½ à 4½ mois
 3 » traitées, après 3 à 5 mois
 10 témoins de 410 gr.
 10 témoins de 530 gr.

Constatons d'abord que les cycles ont partout disparu après hypophysectomie, et que le vagin est resté fermé pendant 3 à 5 mois; ceci correspond à la très forte involution des ovaires, minuscules, atrésiés, blancs, et à la forte involution du tractus génital et des mamelons.

Les surrénales sont encore plus régressées et leur cortex ne renferme plus qu'une seule rangée de spongiocytes soudanophiles fonctionnels sous la glomérulée, le reste de la fasciculée et la réticulée étant dégénérés.

Quant aux *thyroïdes*, elles sont totalement inactives au point de vue histologique, mais de très grosses vésicules centrales, remplies de colloïde très visqueuse, dépourvue de vacuoles dites « de résorption », confèrent à ces glandes un certain volume et poids d'autant plus que le tissu interstitiel de Wölffler (Calcitonine ?) reste floride, non influencé par l'hypophysectomie. Au total, ces thyroïdes ressemblent à celles d'anciens castrats ou à celles de Cobayes immunisés contre un traitement thyroïdote. L'épithélium glandulaire ne présente aucun signe d'activité et les cellules sont tout à fait aplaties.

Nous avons réuni sur un tableau ces résultats actuellement obtenus, mais ils seront complétés ultérieurement. Ils servent à démontrer la régression caractéristique après hypophysectomie, confirmant par là sa totalité, ce qui s'ajoute au fait que nous possédons la Pars distalis de ces hypophyses, aspirée d'un seul coup.

Les ovaires, très petits, blancs, ont un poids moyen de 36,6 mgr. soit 10,5 % après 3 mois ½ et de 32 mgr. soit 6,1 % après 4 à 6 mois, tandis que les témoins ont des glandes de 78 mg. soit 19,1 % après le temps correspondant. Les injections de gonadotropine ¹ augmentent naturellement ces poids:

— H + 21 × 40 UI Physex: 47,5 mgr. soit 8,3 % après 6 mois
 — H + 100 × 40 UI Physex: 602 mgr. soit 147 % après 3 mois ½ ²

¹ La choriogonadotropine Physex nous a été livrée par Leo, Copenhague et nous sert à étudier la masculinisation par les androgènes ovariens engendrés et une éventuelle régression après cessation du traitement.

² Ce résultat est dû au facteur FSH de l'hypophyse de la femme enceinte qui passe en faibles quantités dans son urine et agit directement sur l'ovaire, même en l'absence d'hypophyse (SIMPSON, 1953): FSH non neutralisé.

Surrénales

P. M.

— H	{	112 mgr. = 30 %	4 ^e mois
		141 mgr. = 27,3 %	5 ^e — 6 ^e mois
— H + 21 inj.		130,6 mgr. = 30,3 %	4 ^e mois
— H + 100 inj.		81,7 mgr. = 19,9 %	4 ^e mois
10 témoins de 410 gr.:		204 mgr. = 50,3 %	} presque le double.
10 témoins de 530 gr.:		297 mgr. = 59,1 %	

Thyroïdes

P. M.

— H	{	49,8 mgr. = 13,5 %	4 ^e mois
		69,6 mgr. = 13,7 %	6 ^e mois
100 inj./— H		60,3 mgr. = 14,7 %	4 ^e mois
témoins 410 gr.		57,4 mgr. = 13 %	3 ^e mois
témoins 530 gr.		50,8 mgr. = 11,5 %	6 ^e mois

Conclusion. Les autopsies confirment l'ablation totale de la Pars distalis de l'hypophyse par l'absence d'action endocrinienne et par l'absence de reliquats (nous possédons le lobe enlevé). Comme les autres auteurs, nous avons retrouvé la tige hypophysaire adhérente à la tente suprasellaire, laquelle se rétracte lorsque l'on soulève le cerveau et forme alors une petite boule de la grosseur d'une tête d'épingle: celle-ci est constituée par un axe de tissu nerveux, tapissé par une mince couche de cellules de la pars tuberalis, qui remonte sous l'hypothalamus. Ces cellules sont chromophobes après fixation au Bouin, très finement et très peu granulées après le Sublimé-Formol de Romeis: elles n'ont aucun rapport avec les vraies cellules somatotropes fortement granulées; ce pseudo-reliquat à petits acini remplis de colloïde, ne saurait, à notre avis, sécréter l'hormone de croissance,

Résumons les points essentiels de ces recherches:

1. Des Cobayes femelles, convenablement hypophysectomisées, peuvent survivre de 3 à 6 mois. Des morts subites peuvent survenir lors d'une baisse accidentelle de la température du local d'élevage qui doit rester à 20°.
2. Cette hypophysectomie *n'arrête pas la croissance* des Cobayes juvéniles qui continue pendant 3, 4, 5, 6 mois, contrairement à ce que l'on observe chez le Rat.
3. *Avant l'intervention*, la croissance de nos femelles a varié de 2,1 à 2,5 gr. par jour. Chez les témoins absolus (groupe G) elle a presque tous les mois été de 2,6 gr. par jour. (excès avant Noël, déficit après).
4. *Le stress chirurgical*, combiné à la mise à jeûn préopératoire provoque, en 1 à 2 jours, une chute de 25 à 110 gr.; elle est rapidement compensée

en 2 à 4 jours (sauf en cas de traumatisme grave: 8 — 10 — 14 jours)¹.

5. Après cette récupération, la croissance se fait avec une *intensité accrue* et l'index du premier mois dépasse toujours 3 gr./jour; en moyenne 3,1 à 3,7 et parfois même jusqu'à 7 au lieu de 2,1 à 2,5 gr./j. On a l'impression d'une « réaction d'alarme » (Selye) de l'organisme qui réagit au stress avec vigueur: n'oublions pas que les surrénales possèdent à ce moment encore beaucoup de corticoïdes de réserve qui disparaîtront dans la suite.
6. La croissance diminue au 2^e et surtout au 3^e et 4^e mois: la courbe s'aplatit puis redescend légèrement: il y a finalement perte de poids et index *négatifs*. Notons cependant des gains substantiels tardifs au 4^e, 5^e, 6^e, mois chez nos anciens opérés, hypophysectomisés en été: l'alimentation aux betteraves, en hiver, dès la fin du 4^e mois, y est peut-être bien pour quelques chose, mais encore faut-il que les opérées soient capables de métaboliser ces aliments; elles conservent un vigoureux appétit, ce qui est le contraire de ce que l'on observe chez des animaux à surrénales atrophiées.
7. L'étude des ablations partielles (volontaires ou involontaires) a été des plus instructives: la croissance de ces opérés est *nettement stimulée*. Par rapport à celle des femelles totalement privées d'hypophyse elle est *le double* au bout de 3 mois: 3 gr./jour au lieu de 1,5! Elle excède même celle des témoins absolus: 3 gr./j. au lieu de 2,6. Après 21 × 40 UI de Physex injectées, elle est, au bout de 3 mois de 3,4 gr. par jour au lieu de 2,6. Après traitement prolongé, l'effet est nocif.
8. Après une *opération fictive*, sans ablation de l'hypophyse, la croissance est moins forte qu'en présence d'un très petit reliquat: cela correspond à la loi de Benoit: dans une glande entière, seuls quelques territoires sécrètent ou déchargent leur sécrétion activement; dans un petit reliquat, hyperstimulé par la totalité des déchargeurs hypothalamiques, toutes les cellules sont en pleine fonction; on peut ainsi obtenir plus que la norme, plus que le « tout » de Pézard.

Ainsi se trouve réhabilitée la fonction somatotrope de l'hypophyse, même chez le Cobaye.

Nous confirmons, avec des données d'observations prolongées, les conclusions de KNOBIL et du groupe de CLAYTON, indépendamment de ceux-ci: le Cobaye a une croissance autonome prolongée en l'absence d'hypophyse, mais celle-ci ne représente environ que la moitié ou les 2/3 de la croissance normale.

¹ Dans nos anciennes séries, l'emphysème consécutif à la trachéotomie, en rendant la déglutition pénible, a retardé considérablement cette récupération: plus d'un mois! Nous avons renoncé à cette pratique et opéré rapidement.

Doit-on conclure à une croissance de base « génétiquement » conditionnée, sans intervention des hormones ou de facteurs exogènes ? Ne doit-on pas examiner encore la possibilité de facteurs de croissance accidentellement introduits dans la nourriture « traitée » à notre époque actuelle ? Pesticides, fongicides, antibiotiques volontairement additionnés à la pâtée destinée à engraisser la volaille ou les cochons ne faussent-ils pas notre étude ? Notre blé, notre son, nos betteraves, nos carottes, nos salades et même notre herbe, transformée « gazon anglais » ne sont-ils pas responsables de l'introduction de facteurs de croissance lorsque les doses n'excèdent pas les seuils nocifs ? Cependant KNOBIL nourrit ses Rats hypophysoprives exactement comme ses Cobayes, vitamine C en moins, puisqu'ils savent la synthétiser. Or le Rat refuse de s'accroître après hypophysectomie, tandis que le Cobaye prospère, mange avec appétit et métabolise correctement ses glucides et ses protides, tout en ne sachant plus mobiliser les lipides de ses dépôts de graisse.

La question reste donc non résolue mais mérite qu'on s'y attarde: après cinquante ans de recherches, on tombe sur des résultats non « classiques » qui doivent justement stimuler de nouvelles expériences.¹

BIBLIOGRAPHIE

- CLAYTON, B. E. and J. M. WORDEN. 1960. *Growth in young hypophysectomized guinea pig*. J. Endocr., 20: 30-47.
- KNOBIL, E. and R. O. GREEP. 1959. *The physiology of growth hormone with particular reference to its action in the Rhesus Monkey and "species specificity" problem*. Rec. Progr. Horm. Res., 15: 1-69.
- and J. HOTCHKISS. 1964. *Growth hormone*. Ann. Rev. Physiol., 26: 47-74.
- — and V. MEYER. 1968. *Specificity in the actions of growth hormone*. Colloque international CNRS. Paris, 177: 181-192.
- , V. MEYER and A. V. SCHALLY. 1968. *Hypothalamic extracts and the secretion of growth hormone in the Rhesus Monkey*. Int. Symposium G. H. Milan: 226-237.
- MITCHELL, M. L., R. GUILLEMIN and H. SELYE. 1954. *The effect of somatotrophic hormone in the growth of normal and hypophysectomized guinea pig*. Endocr., 54: 111-114.
- SONENBERG, M. 1968. *Growth hormone*. Ann. NY Ac. Sci., 148: 289-571.

¹ Actuellement, juin 1970, nos opérés ont survécu plus de 7 mois, en cas de très petits reliquats ou d'injections de gonadotropine. Les femelles hypophysectomisées totalement sont mortes, sans traitement, au cours du 4^e à 6^e mois.

TABLEAU 1

SÉRIE A

— H témoins, non injectés (hypophyse entière aspirée, conservée). Ruts et évolution pondérale

	Ruts		Croissance avant — H			1 ^{er} mois après — H 30 j.			2 ^e mois après			3 ^e mois après			les 3 mois (90 j.)			
	av.	ap.	début	fin	gain j.	gr/j.	début	fin	gain	gr/j.	fin	gain	gr/j.	fin	gain ou perte	gr/j.	gain	gr/j.
A1 1674	—	—	190				168	265	97	3,2	327	62	2,0	340	+13	+0,43	172	1,9
A2 1631	—	1/2	298	367	69/28	2,4	334	434	100	3,3	490	56	1,86	447	-43	-1,4	113	1,25
A3 1635	—	—	279	331	52/28	1,85	310	372	62	2,13	494	122	3,9	462	-32	-1	152	1,68
A4 1640	1	—	272	368	96/28	3,42	352	446	94	3,1	473	27	0,9	426	-47	-1,56	74	0,82
A5 1641	—	—	294	369	75/21	3,57	332	494	162	5,4	557	63	2,1	515	-42	-1,4	183	2,03
A6 1649	1	—	280	350	70/21	3,33	336	477	141	4,2	548	71	2,3	564	+16	+0,53	228	2,53
A7 1650	2	—	269	311	42/24	1,75	311	361	50	1,6	403	42	1,4	383	-20	-0,66	72	0,80
A8 1664	1	—	261	330	79/31	2,54	330	374	44	1,4	431	57	1,9	444	+13	+0,43	114	1,26
Moyennes	1 à 2	0	279	342	69	2,69	309	402	93	3,1	465	62	2,04	447	-17,7	-0,57	138	1,53

TABLEAU 3

SÉRIE G

Témoins absolus, sans opération, sans jeûne, sans injections
(1 mois à l'herbe, 6 — aux betteraves (17 octobre) sans salade → mars)

Nos.	fin mars Ruiz		mi-sept. — mi-oct. avant betteraves (1 ^{er} mois avant)				mi-oct. — mi-nov. après betteraves (1 ^{er} mois après)				mi-nov. — mi-déc. après betteraves (2 ^e mois après)				mi-déc. — mi-jan. (3 ^e mois après)				les 3 mois : sans salades				
	av.	ap.	début	fin	gain	gr./j.	fin	gain	gr./j.	fin	gain	gr./j.	fin	gain	gr./j.	début	fin	gain	gr./j.	début	fin	gain	gr./j.
G1 1600	1	10	343	430	87	2,9	510	80	2,6	608	98	3,2	715	107	3,5	430	715	285	3,16				
G2 1601	1	10	307	393	86	2,8	430	37	1,2	508	78	2,6	548	40	1,3	393	548	155	1,72				
G3 1603	2	10	312	393	81	2,7	475	82	2,7	590	115	3,8	640	50	1,6	393	640	247	2,7				
G4 1604	1	10	347	431	84	2,8	500	69	2,3	572	72	2,4	628	56	1,8	431	628	197	2,18				
G5 1605	0	9	312	491	89	2,9	470	69	2,3	618	148	4,9	685	67	2,2	491	685	284	3,15				
G6 1606	2	9	300	370	70	2,3	478	108	3,6	558	80	2,6	fléchissement 17		0,56	370	575	205	2,27				
G7 1607	0	10	310	372	62	2,0	475	103	3,4	602	127	4,2	652	50	1,6	372	652	342	3,11				
Moyennes			318	398	79	2,6	476	78	2,6	589	102	3,3	634	55	1,8	398	634	236	2,62				

TABLEAU 4

SÉRIE B

— H + 21 × 40 UI Physex: virilisation, régression ?
survie; évolution pondérale 1969-1970—

Nos. 5 ♀	Ruis		Croissance avant — H			1 ^{er} mois après			2 ^e mois après			3 ^e mois après			les 3 mois	
	av.	ap.	début	fin	jours	gain	gr./j.	début	fin	gain	gr./j.	fin	perte ou gain	gr./j.	gain	gr./j.
B2 1624	0	0	255	309	28	54	1,9	309	395	86	2,8	500	472	-28	163	1,8
B3 1626	1	0	276	329	28	53	1,8	329	347	18	0,6	394	405	11	76	0,8
B4 1647	2	0	280	311	31	31	1,4	311	371	60	2,0	435	467	32	156	1,7
B5 1627	2	0	285	348	28	63	2,2	348	480	132	4,4!	559	582	23/29	234	2,6
B6 1617	1	0	337	421	30	84	2,8	430 < injections	547 >	117	3,9!	706	801	95/29	371	4,1
Moyennes			286	343	27	57	2,1	345	428	82,6	2,7	523	525	26,6	200	2,2

SÉRIE D 1-2+BI																
— H partielle ou fictive + 21 × 40 U.I. Physex (3 ♀)																
D1 1619	1	7	299	387	37	88	2,3	384	516	129	4,3	582	700	118	316	3,5
D2 1658	3	0	290	360	28	70	2,5	352	427	75	2,5	606	622	16	270	3
B(?) 1625	0	2	246	315	28	67	2,4	313 < injections	412 >	99	3,3	538	653	115	340	3,7
							2,4				3,3					3,4

TABLEAU 7

POIDS des ORGANES

(mg pour 100 gr. corporels = %) de ♀ — H mortes entre le 4^e et le 6^e mois; PM: poids moyen lors de la chute finale

Nos.	Opérés + Témoins	Durée	Ruts		Poids a la mort	Poids moyen 4 ^e mois	OVAIRES			SURRÉNALES			THYROÏDE		
			av.	ap.			mgr.	mort %	PM %	n gr	mort %	PM %	mgr.	mort %	PM %
A1 1674	— H	3 mois 12 j.	—	—	298	325	68,5	22,9	21	88,6	29,7	27,2	39,7	13,3	12,2
A2 1631	— H	3 mois 10 j.	1	1 coupé	370	408	24,0	6,4	5,8	113,0	30,6	27,6	54,0	14,5	13,2
A4 1640	— H	3 mois 2 j.	1	—	413	413	24,6	7,1	—	93,6	22,6	—	46,2	11,1	—
A5 1641	— H	3 mois 16 j.	—	—	368	480	32,0	8,6	6,6	179,0	48,3	37,3	52,0	14,1	10,8
A8 1664	— H	3 mois 19 j.	1	—	389 M.367	478 407	29,2 36,6	7,5 10,5	7,0 8,1	88,4 112,1	22,4 30,7	21,1 28,3	57,2 49,8	14,7 13,5	13,6 12,3
Anciens 782	— H	4 mois 9 j.	1	—	360	—	17,0	4,3	—	73,4	18,8	—	49,6	12,3	—
1437	— H	6 mois 5 j.	0 ¹	—	530	577,5	30,0	5,6	5,1	170,8	32,1	29,5	84,9	16,0	14,7
1435	— H trophoblastome	6 mois	0	2 ¹	578	—	51,1	8,5	—	179,5	31,1	—	74,4	12,8	—
			Moyennes		499	—	32,7	6,1	—	141,2	27,3	—	69,6	13,7	—
1443	— H + 21 × 40 Ph.	5 mois	3	—	569	6 ^e m 642	47,5	8,3	7,3	172,6	30,3	26,8	104,8	18,3	16,3
C1 1653	— H + 120 × 40 inj.	3 mois 26 j.	1	—	410	—	602,5	147 ^{1,2}	—	81,7	19,9	—	60,3	14,7	—
Témoins (10)			—	10—	503 407	—	70,3 78,0	13,9 19,1	—	297,5 204,8	59,1 50,3	—	57,8 57,4	11,5 13,2	—

1) A 3 mois ½ et à 4 mois ½ après —H 2) Facteur FSH de HCG agissant sur —H.

Revision der paläarktischen Arten der Gattungen *Scaphisoma* Leach und *Caryoscapha* Ganglbauer der Tribus Scaphisomini (*Col. Scaphidiidae*)

von

Ivan LOBL

Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Mit 81 Abbildungen

Dieser Beitrag ist der zweite Teil einer Revision der paläarktischen *Scaphisomini*, die besonders bei der Gattung *Scaphisoma* Leach aus mehreren Gründen notwendig wurde. Seit dem zuletzt erschienenen Katalog der paläarktischen *Scaphidiidae* von ACHARD (1924b) hat sich die Zahl der bekannten Arten mehr als verdoppelt, jedoch erschien bisher keine zusammenfassende Arbeit. Eine Reihe unrichtiger älterer Literaturangaben und nicht genaue Beschreibungen wurden bisher nicht korrigiert, die Verbreitungsbilder der meisten Arten sind unklar und noch durch wichtige Angaben zu ergänzen.

Für meine Arbeit stand mir Material aus den folgenden Sammlungen zur Verfügung, für das ich an dieser Stelle den betreffenden Kollegen danke:

British Museum (Natural History), London (Dr. J. Balfour-Browne, Dr. P. M. Hammond); Deutsches Entomologisches Institut, Eberswalde (Dr. L. Dieckmann); Doderer-Sammlung, Genova (G. Binaghi); Hrvatski Narodni Zooloski Muzej, Zagreb (L. Mladinova); Instituto Español de Entomologia, Madrid (Dr. A. C. Sart); Institut für Morphologie der Tiere, Moskau (Dr. K. W. Arnoldi); Institut Scientifique Cherifien, Rabat (Dr. L. Kocher); Institut für

* Erster Teil: Mitt. Schweiz. ent. Ges., 42, 1969, p. 321-343.

Zoologie, Innsbruck (Dr. W. Schedl); Instytut Zoologiczny, Kraków (Dr. J. Pawlowski); Instytut Zoologiczny PAN, Warszawa (Dr. M. Mroczkowski); Kagawa University, Takamatsu-shi (Dr. M. Chûjô); Moravské museum, Brno (Dr. J. Stehlik); Musée Zoologique, Lausanne (Dr. J. Aubert); Museum A. Koenig, Bonn (Dr. H. Roer); Museum G. Frey, Tutzing (Dr. G. Scherer); Muséum d'Histoire naturelle, Genève; Muséum National d'Histoire naturelle, Paris (A. Bons, Dr. G. Colas); Museum für Naturkunde, Berlin (Dr. F. Hieke); Museo de Zoologia, Barcelona (Dr. F. Español); Národní museum, Praha (Dr. J. Jelínek); National Science Museum, Tokyo (Dr. T. Nakane); Naturhistorisches Museum, Basel (Dr. W. Wittmer); Naturhistorisches Museum, Wien (Dr. J. Janczyk); Naturhistoriska Riksmuseum, Stockholm (G. Hallin); Naturmuseum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt (Dr. R. zur Strassen); Slovenské národné múzeum, Bratislava; Természettudományi Múzeum, Budapest (Dr. Z. Kaszab); The Manchester Museum (C. Johnson); Universitetets Zoologiska Museum, Copenhagen (Dr. B. Peterson); Universitetets Zoologiska Museum, Helsinki (H. Silfverberg); Zemaljski Muzej, Sarajevo (S. Mikšić); Zoologisches Institut, Erewan (Dr. S. M. Khnzorian); Zoologisches Institut, Leningrad (Dr. O. L. Kryzhanowski); Zoologische Sammlung des Bayerischen Staates, München (Dr. H. Freude).

Private Sammlungen der Herren: G. Binaghi, Genova; Dr. A. Bordoni, Firenze; J. Brakman, Elsloo; Dr. H. Coiffait, Toulouse; K. Ermisch, Leipzig; B. Folwaczny, Bad Hersfeld; Dr. H. Franz, Wien; J. Hajný, Revúca; J. Havelka, Nymburk; Dr. A. Kofler, Lienz; Dr. L. Korbel, Bratislava; Dr. R. Köstlin, Kornwestheim; H. Korge, Berlin; Dr. G. Lohse, Hamburg; P. Novak, Split; Dr. T. Palm, Uppsala; Dr. H. Schweiger, Wien; S. Stockmann, Helsinki; Dr. A. Strand, Oslo; L. Tamanini, Rovereto; J. Théron, Nîmes und Dr. L. Vysloužil, Hořice.

Für diese Revision war ich bemüht das Originalmaterial aller Arten und Formen einschliesslich der Synonyme zu überprüfen; ein ! vor dem angeführten Institut, im welchen sich die Typen der einzelnen Arten oder Formen befinden, zeigt an, dass diese studiert wurden. In jenen Fällen, wo die Beschreibungen unzureichend sind und das originale Material nicht auffindbar ist, wird die wahrscheinlichste und, sofern möglich, mit den älteren Literaturangaben am besten übereinstimmende Lösung diskutiert und vorgeschlagen.

Insgesamt untersuchte ich über 8400 Belege der Gattungen *Scaphisoma* und *Caryoscapa*.

Die älteren Literaturangaben über die einzelne Taxone wurden mehrmals zusammengefasst, besonders von GANGLBAUER (1899), CSIKI (1908 & 1910), zuletzt von ACHARD (1924b). Aus diesem Grunde zitiere ich nur die neueren, nach dem Jahre 1924 erschienenen taxonomischen und für die Kenntnis über die Verbreitung der Arten wichtigen Arbeiten.

Bestimmungstabelle der im paläarktischen Gebiet vertretenen Gattungen der Tribus *Scaphisomini* :

1. Flügeldecken mit Nahtstreifen 2
- Flügeldecken ohne Nahtstreifen. Mes-Episternen klein, dreieckig.
Das 3. Fühlerglied lang, ähnlich dem 4. Glied *Scaphischema* Reitter.
2. Das 3. Fühlerglied länglich, im Querschnitt rund oder oval, ähnlich dem 4. Glied 3
- Das 3. Fühlerglied kurz, flach, dreieckig, abweichend von dem 4. Glied 4
3. Mes-Epimeren mit den Mes-Episternen nahtlos verwachsen. Met-Episternen schmal, mit erhabenen Seitenrändern *Pseudobironium* Pic.
- Mes-Episternen gross, quer liegend. Met-Episternen ziemlich breit, ihre Seitenränder flach *Eubaeocera* Cornell.
4. Endglied der Kiefertaster (Abb. 1) schlank, länglich, die Aussenseite der Basis nicht oder nur leicht erweitert und abgerundet *Scaphisoma* Leach.
- Endglied der Kiefertaster (Abb. 2) gross, flach, an der Basis nach aussen stark erweitert, dreieckig *Caryoscapa* Ganglbauer.

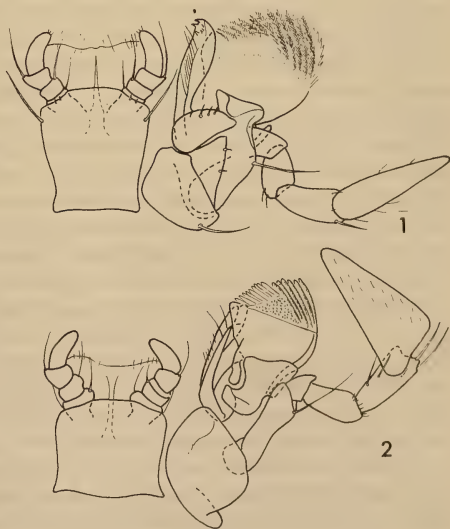


ABB. 1 und 2.

Scaphisoma und *Caryoscapa*.
1. *Scaphisoma agaricinum* (L.),
Slowakei: Lošonec. Maxille
und Labium mit den Palpen.
2. *Caryoscapa limbatum* (Er.),
Böhmen: Šumava, id.

Scaphisoma Leach

Scaphisoma LEACH, 1815, Edinb. Encycl., 9: 89. Typus-Art: *Silpha agaricina* Linnaeus, 1758; Monotypie.

Scaphella ACHARD, 1924, Ann. Soc. ent. Belg., 65: 29. Typus-Art: *Scaphosoma antennatum* Achard, 1919; Monotypie. — **syn. n.**

Die Typus-Art der Gattung *Scaphella*, *Scaphosoma antennatum* Achard, ist, wie das Studium der Typen zeigte, kongenerisch mit *Scaphisoma agaricinum*. Eine eigene Gattung für diese Art stellte Achard nur wegen der Form der Fühler, die ähnlich jenen von *indubium* und *japonicum* sind, auf. Es ist aber nicht möglich die Gattung *Scaphisoma* auf Grund der verschiedentlichen Länge der Fühlerglieder 4—6 bei einzelnen Arten zu atomisieren. Die Art *antennatum* gehört in die *subalpinum*-Gruppe.

Die Gattung *Scaphisoma* wurde in der Literatur öfter und besonders von ERICHSON (1845), MATTHEWS (1888) und GANGLBAUER (1899) ausführlich und heute noch richtig beschrieben. Eine neue Beschreibung zu geben scheint deshalb überflüssig.

Bisher sind über 230 Arten aus allen Regionen bekannt geworden, deren systematische Stellung allerdings noch zum grössten Teil nachzuprüfen ist. Ihr Studium ist wegen dem Mangel an guten ektoskeletalen Merkmalen und der Variabilität der Grösse, Färbung, Ausbildung der Fühler, Punktierung sowie der Form des Aedoeagus schwierig.

Die Grösse variiert bei allen Arten, von welchen mehrere Belege untersucht wurden, am stärksten bei *agaricinum*, *haemorrhoidale*, *subalpinum* und *balcanicum*. Nach Tamanini (mündliche Mitteilung) hängt sie von der Feuchtigkeit der Pilze, an welchen die Larven leben, ab: aus Larven, die sich an relativ trockeneren Pilzen entwickeln, werden die Imagines kleiner. Darüber hinaus kann die individuelle Länge von dem verschieden stark eingezogenen Kopf und den terminalen Abdominalsegmenten abhängen. Deshalb ist in dieser Arbeit die angegebene Länge der einzelnen Arten von der Mitte des Vorderrandes des Halsschildes zum inneren apikalen Winkel der Flügeldecken gemessen worden.

Die Färbung der paläarktischen Arten ist im allgemeinen braunschwarz bis pechschwarz, mit hellen schmalen Apikalstreifen an den Flügeldecken und hellen Mund, Fühler, Beine und terminale Abdominalsegmente. Bei diesen Arten (*agaricinum*-, *subalpinum*- und *assimile*-Gruppe und einigen anderen, deren Färbung in den folgenden Beschreibungen nicht erwähnt ist) kommen oft mehr oder weniger hellere Exemplare vor, abgesehen von den immaturren Stücken (z.B. *obenbergeri*, *assimile*). Andere Arten sind konstant braun gefärbt (*boleti*, *rufum*, *rubrum*), der Farbton variiert jedoch beträchtlich. Nur einige Arten sind durch ihre Färbung der Flügeldecken gut charakterisiert, diese haben einen

breiten, bis ein Drittel der Flügeldeckenlänge einnehmenden hellen apikalen Streifen (*crassipes*, *hapiroense*, *kaszabi*, *haemorrhoidale*, *austerum*).

Die Ausbildung der Fühler ist im allgemeinen für die Scaphidiiden ein wichtiges taxonomisches Merkmal, die allein einige Arten eindeutig zu identifizieren ermöglicht (*jelineki*, *japonicum*, *indubium*). Die Grösse der einzelnen Glieder variiert aber sehr stark (wie schon VINSON, 1943: 207—208 zeigte) nicht nur bei ein und derselben Population, sondern öfters auch an den Fühlern eines Exemplars. So, zum Beispiel, ist das 11. Glied des linken Fühlers des Holotypus von *laevigatum* 1,15 mal länger als dasselbe Glied des rechten Fühlers.

Die Punktierung, hauptsächlich die Grösse der einzelnen Punkte, variiert am stärksten bei Arten mit ausgedehntem Areal (*agaricinum*, *inopinatum*), was jedoch keine Regel ist (bei *boreale* ist sie ziemlich konstant). Für die Taxonomie ist der Vergleich der Punktierung am Halsschild, Flügeldecken, Metasternum und am 1. freiliegenden Sternit wichtig.

Sexualdimorphismus ist auf die drei ersten Tarsenglieder der Vorderbeine, seltener auch der Mittelbeine (*turkomanorum*) beschränkt, diese sind bei den ♂♂ der *subalpinum*- und *assimile*-Gruppe mehr oder weniger deutlich erweitert, bei anderen Arten (*agaricinum*-, *boleti*-, *unicolor*-Gruppe) kaum abweichend von jenen der ♀♀.

Die Stylen der ♀♀ abgesehen von ihrer oft verschiedenen Länge und Breite bei den einzelnen Arten, sind von ziemlich gleicher Form. Sie wurden bisher nicht für eine bessere Charakterisierung der Taxone benützt.

Aedoeagus variiert stark in der Form und Grösse der Basalkapsel, die sich auch durch die oft vorkommende Erektion des Innensackes weitgehend ändern kann. Dagegen ist die Form der fast immer stark sklerotisierten Distalwand der Basalkapsel, der Ventralwand des distalen Teiles des medianen Lobus (Fortsatz der Basalkapsel), der Parameren und der Armatur des Innensackes, falls diese ausgebildet ist, wenig variabel. Die Parameren sind ein wenig beweglich und ihre Neigung in der sagittalen Ebene ist im Präparat manchmal abweichend von der normalen Lage, dies kann dann zu Konfusionen führen, besonders bei den Arten der *agaricinum*-Gruppe. Ebenfalls, jedoch seltener, variiert die Neigung des ganzen distalen Teiles des medianen Lobus (*obenbergeri*).

Von den 35 paläarktischen Arten, von denen die ♂♂ bekannt sind, ist es möglich nach der Form des Aedoeagus, mit Rücksicht auf die äussere Merkmale, 27 Arten in sechs Gruppen näher verwandten Arten aufzuteilen:

- I. Dorsalwand des distalen Teiles des medianen Lobus schwach sklerotisiert und mit der Ventralwand verbunden.
- a. Distalwand der Basalkapsel viel höher als die Basis des distalen Teiles des medianen Lobus (Ventralansicht). Innensack ohne differenziertes Flagellum. Parameren schmal, einfach. Aedoeagus symmetrisch, mittelformig, mässig stark sklerotisiert. Arten mit kurzen Nahtstreifen der

Flügeldecken, die neben dem Halsschildlappen enden; ohne Mikroskulptur am 1. Sternit; 8. Fühlerglied kurz und breit . . . *agaricinum*-Gruppe (*agaricinum*, *inopinatum*, *soror*, *palumboi*, *loebli*, *italicum*, *simillimum*, *corcyricum*, *laeviusculum*)

- b. Distalwand der Basalkapsel niedriger als die Basis des distalen Teiles des medianen Lobus, sonst Aedoeagus ähnlich jenen der Arten der *agaricinum*-Gruppe, symmetrisch, schwach sklerotisiert, mit kleiner Basalkapsel. Kleinere Arten, Nahtstreifen der Flügeldecken vorne sehr fein, verlaufen nur kurz parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken oder enden neben dem Halsschildlappen; das 1. Sternit mit oder ohne Mikroskulptur *boleti*-Gruppe (*boleti*, *laevigatum*, *colasi*, *rufum*)
- c. Innensack mit Flagellum. Aedoeagus symmetrisch, stärker sklerotisiert, mit grosser, breiter Basalkapsel, deren Distalwand niedrig ist. Parameren schlank, einfach. Arten mit tieferen Nahtstreifen der Flügeldecken, die vorne parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken verlaufen *subalpinum*-Gruppe (*subalpinum*, *janczyki*, *balcanicum*, *kashmirens*e, *castaneipenne*, *galloisi*, *jelineki*, *obenbergeri*)
- d. Aedoeagus asymmetrisch, schwach sklerotisiert. Innensack mit Flagellum, Basalkapsel sehr klein, Parameren breit. *unicolor*-Gruppe (*unicolor*, *tamaninii*)
- II. Dorsalwand des distalen Teiles des medianen Lobus stark sklerotisiert, lamellenförmig und seitlich nicht mit der Ventralwand verbunden. Aedoeagus gross, stark sklerotisiert, mit breiter Basalkapsel. Innensack kompliziert, ohne Flagellum. Parameren mässig breit bis stark erweitert.
- e. Dorsalwand des distalen Teiles des medianen Lobus eine starke, in der Basis breite, distalwärts allmählich verjüngte Lamelle bildend. Arten mit deutlich erhabener Naht der Flügeldecken und langen Nahtstreifen, die parallel mit der Basis der Flügeldecken verlaufen; das 1. Sternit mikroskulptiert *assimile*-Gruppe (*assimile*, *flavonotatum*, *turkomanorum*)
- f. Dorsalwand des distalen Teiles des medianen Lobus in zwei schmale Lamellen gespalten. Nahtgegend der Flügeldecken flach, Nahtstreifen biegen vorne nicht nach aussen, sie enden im oder hinter dem Niveau des Halsschildlappen; das 1. freiliegende Sternit mikroskulptiert *haemorrhoidale*-Gruppe (*haemorrhoidale*, *austerum*¹)

¹ *austerum* ist nur nach einem ♀ bekannt, das in den äusserlichen Merkmalen sehr ähnlich der Art *haemorrhoidale* ist. Dieser Gruppe gehören noch mehrere tropische Arten an.

Von den übrigen 8 Arten wahrscheinlich gehören *hadrops*, *japonicum*, *indubium*, *boreale*, *crassipes* und *sasagoensis* zu dem weiteren Verwandtschaftskreis der *boleti*- und *subalpinum*-Gruppe. Die systematische Stelle von *kaszabi* und *rubrum* ist unklar. Vielleicht wird die bessere Kenntnis der tropischen Arten dazu beitragen, die verwandtschaftlichen Beziehungen dieser Arten zu verstehen.

Larven von *agaricinum* und *assimile* wurden in der neueren Zeit ausführlich beschrieben von DAJOZ (1965: 105) und KASULE (1968: 116). Auf Grund der Morphologie der Larven hält KASULE (1966: 266) die Scaphidiiden für eine Unterfamilie der Staphyliniden, die er zwischen *Euaesthetinae* und *Oxyporinae* stellt. Dagegen TAMANINI (1969c: 136) hält die *Scaphisomini* für eine eigene Familie.

Bestimmungstabelle der paläarktischen Arten der Gattung *Scaphisoma* Leach:

1. Nahtstreifen der Flügeldecken enden hinter oder seitlich dem Halschildlappen, nicht parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken verlaufend 2
- Nahtstreifen der Flügeldecken biegen vorne nach aussen und verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken 17
2. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur. Nahtgegend der Flügeldecken in der distalen Hälfte erhaben. Fühler ab dem 5. oder 6. Glied deutlich abgeplattet 3
- Das 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert 12
3. Mittलगrosse, mindestens 1,45 mm lange Arten. Färbung in der Regel schwarz. Das 4. Fühlerglied kurz bis mässig lang, nie die doppelte Länge des 3. Gliedes erreichend 4
- Kleine, 1,35 mm lange Art. Färbung rötlichbraun. Das 4. Fühlerglied etwa doppelt so lang wie das 3. Glied. Nahtstreifen löschen hinter dem Niveau des Scutellums aus und werden durch je eine dunkle Punktreihe fortgesetzt. *laevigatum* sp. n.
4. Basalkapsel des Aedoeagus so lang oder deutlich länger als die Parameren 5
- Basalkapsel des Aedoeagus kürzer als die Parameren 10
5. Parameren bei Dorsalansicht an der Aussenseite hinter ihrer Basis erweitert, in der distalen Hälfte gleichmässig schlank 6
- Parameren bei Dorsalansicht an der Aussenseite hinter ihrer Basis nicht erweitert und in der distalen Hälfte nicht gleichmässig breit 7
6. Distalwand der Basalkapsel mindestens 2,5 mal höher als der dorso-ventrale Durchmesser der Basis des distalen Teiles des medianen

- Lobus. Das 5. Fühlerglied schlanker; Punktierung der Flügeldecken grob *inopinatum* Löbl
- Distalwand der Basalkapsel etwa doppelt so hoch wie der dorsoventrale Durchmesser der Basis des distalen Teiles des medianen Lobus. Das 5. Fühlerglied breiter; Punktierung der Flügeldecken feiner . . . *soror* sp. n.
7. Parameren bei Dorsalansicht distalwärts des breiten medialen Drittel allmählich verjüngt und am Ende stark nach innen gebogen; Distalwand der Basalkapsel konkav; Basalkapsel immer merklich länger als die Parameren. Fühlerglieder 4—8 schlanker; Flügeldecken fein punktiert *laeviusculum* Reitter
- Parameren bei Dorsalansicht im oder ein wenig hinter dem medialen Teil leicht verjüngt; Distalwand der Basalkapsel über dem ventralen Tuberkel leicht gewölbt. Fühlerglieder 4—8 breiter; Punktierung der Flügeldecken gröber. 8
8. Ventralwand des distalen Teiles des medianen Lobus regelmässig konkav; Parameren bei Dorsalansicht breiter, am Ende leicht verjüngt; Basalkapsel in der Regel länger, selten nur so lang wie die Parameren. Das 4. Fühlerglied 1,4—1,7 mal länger als das 3. Glied *agaricinum* (Linnaeus)
- Ventralwand des distalen Teiles des medianen Lobus gerade oder etwa in der Mitte oder apikalwärts der Mitte leicht gewölbt 9
9. Basalkapsel ebenso lang wie die Parameren. Parameren bei Lateralansicht gebogen, apikalwärts erweitert. Das 4. Fühlerglied etwa 1,6 mal länger als das 3. Glied *simillimum* sp. n.
- Basalkapsel länger als die Parameren. Parameren bei Lateralansicht gewellt oder unregelmässiger Form. Das 4. Fühlerglied 1,15—1,5 mal länger als das 3. Glied *palumboi* (Ragusa)
10. Aedoeagus kleiner, bis 40 mm lang; Distalwand der Basalkapsel stark konkav *italicum* Tamanini
- Aedoeagus grösser, 0,40—0,61 mm lang; Distalwand der Basalkapsel schräg 11
11. Parameren bei Seitenansicht am Ende leicht erweitert; Aedoeagus höchstens 0,50 mm lang. Das 4. Fühlerglied länger; kleinere Art, bis 1,9 mm lang. *loebli* Tamanini
- Parameren bei Seitenansicht überall gleich breit (abgesehen von ihrer Basis); Aedoeagus etwa 0,60 mm lang. Das 4. Fühlerglied kürzer; grössere Art, 2—2,1 mm lang *corcyricum* Löbl
12. Das 6. Fühlerglied kürzer als das 4. und 5. Glied zusammen 13

- Das 6. Fühlerglied länger als die Glieder 3—5 zusammen. Nahtgegend der Flügeldecken in der distalen Hälfte leicht erhaben; Seiten des Metasternums grob punktiert *japonicum* Löbl
- 13. Flügeldecken mit breitem, hellen Apikalstreifen, der etwa das distale Drittel der Flügeldecken einnimmt; Apikalrand mehr oder weniger deutlich abgerundet; Nahtgegend flach; Nahtstreifen proximalwärts etwas divergierend 14
- Flügeldecken rötlichbraun, am Apex etwas heller; Apikalrand gerade 16
- 14. Nahtstreifen der Flügeldecken seitlich des Halsschildlappen etwas nach aussen gebogen. Halsschild sehr fein punktiert; Metasternum vor den Hinterhüften mit einer Reihe grober Punkte *kaszabi* Löbl
- Nahtstreifen der Flügeldecken vorne geradlinig 15
- 15. Nahtgegend der Flügeldecken hinten flach, Nahtrand der ganzen Länge nach etwas kantig erhaben; Nahtstreifen enden im oder vor dem Niveau des Scutellums *haemorrhoidale* Reitter
- Nahtgegend der Flügeldecken hinten leicht erhaben, Nahtrand nicht erhaben; Nahtstreifen enden distalwärts des Scutellums . . . *austerum* Löbl
- 16. Flügeldecken im basalen Teil mit einem grossen dunklen dreieckigen Fleck; Nahtgegend hinten flach. Postcoxale Flächen schmaler *sasagoensis* Löbl
- Flügeldecken einfärbig; Nahtgegend hinten leicht erhaben. Postcoxale Flächen breiter *rubrum* Reitter
- 17. Nahtstreifen verlaufen vorne neben dem Basalrand der Flügeldecken bis an die Seiten, wo sie mit den Seitenstreifen verbunden sind . . . 18
- Nahtstreifen verlaufen vorne kurz oder länger neben dem Basalrand der Flügeldecken, enden mehr oder weniger weit von den Seiten und sind nicht mit den Seitenstreifen verbunden. 19
- 18. Flügeldecken vorne gröber als der Halsschild punktiert und mit einem breiten hellen apikalen Streifen, der an den Seiten bis zum medialen Drittel der Flügeldecken reicht. Tibien dicker *crassipes* Achard
- Flügeldecken vorne feiner als der Halsschild punktiert; heller Apikalstreifen sehr schmal. Tibien schlanker *kashmirensis* Achard
- 19. Das 6. Fühlerglied viel kürzer als das 3.—5. Glied zusammen 20
- Das 6. Fühlerglied länger als das 3.—5. Glied zusammen . . . *indubium* Löbl
- 20. Postcoxale Fläche klein, vor der Mitte des Sternits endend 21
- Postcoxale Fläche sehr gross, hinter die Mitte des nicht mikroskulptiertes Sternits reichend *tamaninii* Löbl

21. Nahtstreifen enden vorne im mittleren oder äusseren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken 22
 — Nahtstreifen vorne kurz, enden im inneren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken. Apikalrand der Flügeldecken abgerundet. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur *unicolor* Achard
22. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur 23
 — Das 1. freiliegende Sternit wenigstens im medialen Teil mikroskulptiert 27
23. Das 11. Fühlerglied auffallend lang, etwa um ein Drittel länger als das 10. Glied; das 4. Glied breit, das 5. deutlich abgeplattet. Apikaler Innenwinkel der Flügeldecken liegt im oder vor dem Niveau der Aussenwinkel. Robuste, über 2 mm lange Art *obenbergeri* Löbl
 — Das 11. Fühlerglied kürzer, nur ein wenig länger als das 10. Glied; Glieder 4 und 5 schlank. Innerer Apikalwinkel der Flügeldecken liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel 24
24. Hell bis dunkelbraun gefärbte Arten. Nahtgegend der Flügeldecken flach 25
 — Schwarz gefärbte Arten. Nahtgegend der Flügeldecken im distalen Teil erhaben 26
25. Kleine Art, bis 1,7 mm lang. Oberseite sehr fein punktiert. Das 6. Fühlerglied viel kürzer als das 4. und 5. Glied zusammen *rufum* Achard
 — Grosse Art, mindestens 2,1 mm lang. Oberseite gröber punktiert. Das 6. Fühlerglied etwa so lang wie das 4. und 5. Glied zusammen *castaneipenne* Reitter
26. Nahtstreifen vorne sehr seicht und enden etwas ausserhalb der Mitte der Basalbreite der Flügeldecken. Flügeldecken feiner punktiert. Das 6. Fühlerglied sehr schlank. Seiten des Metasternums gröber punktiert als das mediale Drittel. Schlankere Art. *boreale* Lundblad
 — Nahtstreifen vorne tief, enden im äusseren Fünftel der Basalbreite der Flügeldecken. Das 6. Glied abgeplattet. Flügeldecken gröber punktiert. Metasternum an den Seiten ähnlich grob wie im distalen Teil des medialen Drittel punktiert. Robustere Art *balcanicum* Tamanini
27. Das 1. freiliegende Sternit mit punktueller Mikroskulptur versehen 28
 — Das 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert 31
28. Das 6. Fühlerglied viel kürzer als das 4. und 5. Glied zusammen. Apikaler Innenwinkel der Flügeldecken liegt vor oder im Niveau der Aussenwinkel. 29

- Das 6. Fühlerglied auffallend gross, etwa so lang wie das 4. und 5. Glied zusammen. Apikaler Innenwinkel der Flügeldecken liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Apikalrand abgerundet; Nahtgegend flach. Grosse Art, über 2,3 mm lang *galloisi* Achard
29. Das 4. Fühlerglied sehr kurz, 1,2 mal länger als das 3. Glied. Färbung dunkelbraun *jelineki* Löbl
- Das 4. Fühlerglied länger, mindestens 1,4 mal länger als das 3. Glied. Färbung in der Regel schwarz 30
30. Nahtgegend der Flügeldecken bis auf den proximalen Teil dachförmig erhaben. Das 8. Fühlerglied kaum so lang wie das 5. Glied und etwa doppelt so lang wie breit. Mikroskulptur des medialen Drittels des 1. freiliegenden Sternits relativ grob *subalpinum* Reitter
- Nahtgegend der Flügeldecken auch hinten flach. Das 8. Fühlerglied länger als das 5. Glied und etwa 2,5 mal länger als breit. Mikroskulptur des medialen Drittels des 1. freiliegenden Sternits äusserst fein *janczyki* Löbl
31. Halsschild viel feiner punktiert als die Flügeldecken 32
- Halsschild sehr grob, ähnlich den Flügeldecken punktiert. Apikaler Innenwinkel der Flügeldecken liegt im Niveau der Aussenwinkel. Metasternum an den Seiten sehr fein und spärlich punktiert. Färbung dunkelbraun *hadrops* Löbl
32. Nahtstreifen werden vorne sehr fein, erlöschen vor dem äusseren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken. Mikroskulptur des 1. freiliegenden Sternits endet gegen die Seiten zu. Färbung hell bis dunkelbraun *boleti* (Panzer)
- Nahtstreifen enden knapp ausserhalb der Mitte oder im äusseren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken 33
33. Färbung dunkelbraun, Flügeldecken mit breitem hellen apikalen Streifen, der an den Seiten weiter proximalwärts bis in das mittlere Drittel der Flügeldeckenlänge reicht. Seiten des Metasternums relativ grob punktiert. Fühler ab dem 5. Glied abgeplattet *hapiroense* Löbl
- Anders gefärbte Arten 34
34. Apikaler Innenwinkel der Flügeldecken liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel. Färbung dunkelbraun 35
- Apikaler Innenwinkel der Flügeldecken liegt vor dem Niveau der Aussenwinkel. Färbung in der Regel schwarz 36
35. Nahtstreifen der Flügeldecken enden im mittleren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken. Das 6. Fühlerglied breiter, das 8. Glied etwa 3 mal länger als breit. Kleine Art, bis 1,75 mm lang *colasi* Löbl

- Nahtstreifen der Flügeldecken enden im äusseren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken. Das 6. Fühlerglied sehr schlank, das 8. Glied mindestens 3,5 mal länger als breit. Grosse Art, 2—2,4 mm lang *turkomanorum* Reitter
36. Ventralwand des distalen Teiles des medianen Lobus leicht gebogen, dorsalwärts der Parameren endend; distale Hälfte der Parameren bei Dorsalansicht leicht verjüngt *assimile* Erichson
- Ventralwand des distalen Teiles des medianen Lobus stark gebogen, ventralwärts der Parameren endend; distale Hälfte der Parameren stark verjüngt *flavonotatum* Pic

Scaphisoma agaricinum (Linnaeus)

- Silpha agaricina* LINNAEUS, 1758, Syst. Natur., Ed. 10: 360. Neotypus ♂: Schweden, Länna (! Zool. Inst. Uppsala).
- Scaphosoma agaricinum* var. *major* SAHLBERG, 1889, Acta. Soc. Fauna Flora fenn., 6: 146. Lectotypus ♂: Finnland, Karislojo (! Mus. Helsinki) — **syn. n.**
- Scaphosoma agaricinum* var. *punctipenne* PETZ, 1905, Wien. ent. Ztg., 24: 100. Typen: Österreich, Damberge; nicht auffindbar. — **syn. n.**
- Scaphosoma agaricinum* var. *petzi* CSIKI, 1908, Rovart. Lapok, 15: 162 (nom. n. für *punctipenne* Petz).
- Scaphosoma podoces* LUNDBLAD, 1952, Ent. Tidskr., 73: 28. Holotypus ♂: Schweden, Thursbo (Mus. Stockholm).
- Lit.: LÖBL, 1964a: 4. — LÖBL, 1967c: 34. — KOFLER, 1968: 40. — HANSEN, 1968: 234. TAMANINI, 1969a: 487. — TAMANINI, 1969b: 367.

Die „Art“ *agaricinum* der älteren Autoren stellt in der Wirklichkeit eine Gruppe von mehreren nahe verwandten Arten dar, von welchen zwei sympatrisch in Nord und Mitteleuropa verbreitet sind. Für *agaricinum* wird jene Art gehalten, die 1./weitaus häufiger ist; 2./ identisch mit *podoces* Lundblad ist — ein öfters zitiertes Synonym von *agaricinum* (PALM, 1959: 223; LINDROTH, 1960: 98; LÖBL, 1965f: 733; KOFLER, 1968: 40; HANSEN, 1968: 234); 3./ mit fast allen untersuchten Exemplaren der *agaricinum*-Gruppe, die ich von Süd- und Mittelschweden untersuchen konnte, übereinstimmt¹.

In der Sammlung der Linnean Society in London gibt es kein Beleg dieser Art und keine Etikette mit diesem Namen. Im Exemplar des Systema Naturae 1746, das von Linné handschriftlich ergänzt wurde (in der Linnean Society, London) ist der Name *agaricina* nicht unterstrichen, was darauf deutet, dass Linné diese Art nicht in seiner Sammlung besass. In der Sammlung des „Museum Ludovicae Ulricaе“ im Zoologiska Institutionen in Uppsala ist ebenfalls kein

¹ LINNAEUS (1758) gab als Fundort nur „habitat in agaricis“. Es ist sehr naheliegend, dass er diese Art von Schweden kannte. Er führte sie auch in der Fauna Svecica, 1761: 148 an.

Stück dieser Art vorhanden. Es ist daher mit Sicherheit anzunehmen, dass kein Originalmaterial der Art *agaricinum* existiert.

Für die Stabilität der Nomenklatur ist es unbedingt notwendig einen Neotypus zu designieren. Gewählt wurde ein ♂ von Schweden, etikettiert „Upl., Länna, Bergshamra, 9.4.39 O. Lundblad“. Es ist im Zool. Inst. in Uppsala aufbewahrt.

Die Form *major* Sahlberg wurde nach der Beschreibung für grössere Exemplare von Karislojo aufgestellt. In der Sammlung Sahlberg sind drei Exemplare als var. *major* bezeichnet: zwei von Karislojo, die aber kleiner sind als in der Beschreibung angegeben worden ist, ein ♂ bezettelt „Karislojo, J. Sahlb.“, „Spec. Typ. No. 389“ und „v. major J. Sahlb.“ wurde als Lectotypus designiert; dieses ist identisch mit *agaricinum*. Das zweite Stück, ein ♀, bezettelt wie der Lectotypus aber mit „Spec. Typ. No. 390“ wurde als Paralectotypus designiert; es ist offenbar identisch mit *inopinatum*. Das dritte Exemplar schliesslich trägt ein Fundortzettelchen „Bulghar Dag, J. Sahlb.“ (Kleinasien) und konnte deshalb nicht für einen Syntypus gehalten werden, obwohl es mit der kurzen Beschreibung übereinstimmt; dieses ist identisch mit *corcyricum*.

Die Form *punctipenne* Petz wurde für einige Exemplare mit gröber punktierten Flügeldecken beschrieben. Mit Rücksicht auf die grosse Variabilität der Punktierung bei *agaricinum* ist es nicht möglich *punctipenne* Petz für eine eigene Form zu halten. Die Typen sind nicht in der Sammlung des Oberösterreichischen Landesmuseum in Linz, wo die Petz-Sammlung aufbewahrt ist, aufzufinden (für die Auskunft danke ich Herrn Dr. H. F. Hamann) und konnten bisher auch nicht in anderen Sammlungen gefunden werden.

Beschreibung. Länge 1,45—1,85 mm. Fühler ziemlich lang, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied 1,4—1,7 mal länger als das 3., schlank; 5. Glied deutlich breiter als das 4., fast so lang bis ein wenig länger als das 3. und 4. zusammen; 6. Glied breiter und etwa so lang wie das 5.; das 8. Glied breiter und höchstens so lang wie das 6., 2—2,3 mal länger als breit; das 7. Glied bis 1,7 mal länger als das 8.; das 11. Glied 1,2—1,45 mal länger als das vorhergehende. Halsschild ziemlich dicht und fein, bei $\times 20$ Vergrösserung gut sichtbar punktiert. Scutellum vom Halsschildlappen überdeckt. Flügeldecken sehr variabel, immer gröber als der Halsschild punktiert, die Entfernungen zwischen den einzelnen Punkten sind in der Regel 2—4 mal so gross wie die Durchmesser der Punkten, selten kleiner; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt ein wenig hinter oder fast im Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, sonst leicht erhaben, selten auch in der distalen Hälfte fast flach; Nahtstreifen mässig tief, biegen vorne nach aussen, werden feiner und löschen vor dem Basalrand der Flügeldecken, neben dem Halsschildlappen, aus. Pygidium mit punktueller Mikroskulptur, an der Basis in der Regel ähnlich wie der Halsschild, apikalwärts viel feiner punktiert. Die Stärke der Punktierung des Metasternums

variiert ähnlich wie jene der Flügeldecken; der distale Teil des medialen Drittels des Metasternums ist meistens sehr dicht und ziemlich grob punktiert, die Punkte sind dort grösser als die Entfernungen zwischen ihnen, der übrige Teil des medialen Drittels, besonders die Mitte ist immer feiner und auffallend spärlicher punktiert, auch die Seiten sind spärlicher, jedoch fast immer gröber als der distale Teil des medialen Drittels punktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, in der Regel im medialen Teil deutlich dichter und feiner punktiert als an den Seiten, die Punktierung an den Seiten ist oft gröber als jene der Seiten des Metasternums; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 3 und 4) mässig stark sklerotisiert, 0,44—0,52 mm lang. Basalkapsel selten etwa so lang, normalerweise länger als die Parameren, ihre Distalwand über dem ventralen Tuberkel gebeult. Distalteil des medianen Lobus schlank, im mittleren Teil fast parallelseitig, seine Ventralwand fast regelmässig konkav, endet über oder im Niveau der Parameren; Oberseite schwach sklerotisiert. Parameren ein wenig schräg ventralwärts gerichtet, bei Ventralansicht etwas gewellt, im medialen Teil etwas breiter als hinter der Basis oder vor dem Ende; bei Dorsalansicht im medialen Teil und am Ende leicht verjüngt. Innensack membranös, lang, mit basalen Spinus, ohne Flagellum.

Verbreitung: im Westen bis Irland, in Nordeuropa fast bis zu dem 70 Breitengrad /Petsamo (= Pechenga)/, südlich in Westeuropa bis Nord-Pyrenäen, in ganz Mitteleuropa bis zu den Alpen, südöstlich über die Balkanländer bis Griechenland und europäische Türkei, östlich über den europäischen Teil Russlands, Westsibirien, Altai-Gebiet bis Ussuri-Gebiet.

Diese Art scheint in der iberischen Halbinsel zu fehlen. In Italien kommt sie im Nordosten des Landes, südlicher sind bisher nur zwei Belege von Toscana: Sorgenti Tevere (Andreini) bekannt geworden.

Scaphisoma inopinatum Löbl

Scaphosoma inopinatum LÖBL, 1967, Acta ent. bohemosl., 64: 105. Holotypus ♂: Sibirien, Tschita (Mus. Bratislava).

Lit.: LÖBL, 1967c: 34. — KOFLER, 1968: 40. — TAMANINI, 1969b: 376.

Diese Art, 1,7—2,1 mm lang, ist sehr ähnlich *agaricinum*, unterscheidet sich durch etwas robusteren Körper; schlankeren 4. Fühlerglied; in der Regel etwas kürzeren 8. Glied, das meistens deutlich kürzer als das 6. Glied ist und oft kaum doppelt so lang wie breit ist; dichtere und besonders gröbere Punktierung; in der Regel etwas stärker erhabener Nahtgegend der Flügeldecken; deutlicherer Mikroskulptur des Pygidiums. Die relativ fein punktierte Exemplare sind sehr ähnlich den stark punktierten Exemplaren von *agaricinum*.

Aedocagus (Abb. 5 und 6) mässig stark sklerotisiert, 0,47—0,56 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre Distalwand hoch und leicht konkav

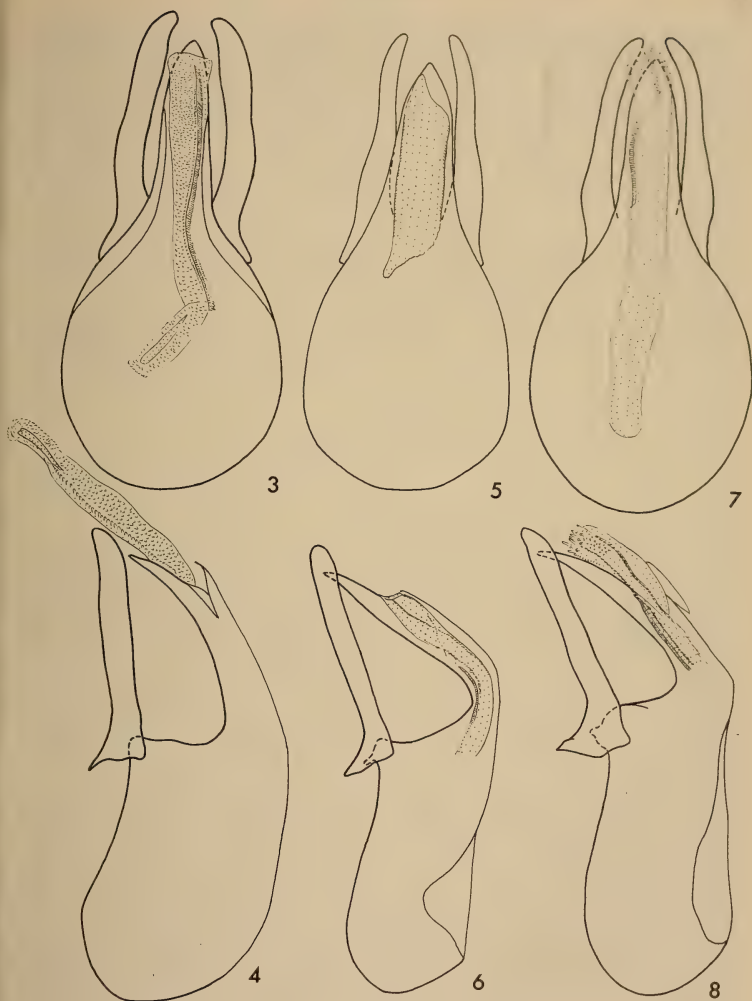


ABB. 3 bis 8. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

3. *agaricinum* (L.), England: Scheerwood, Dorsalansicht. — 4. *agaricinum* (L.), Slowakei: Bratislava, Innensack ausgestülpt, Lateralansicht. — 5. *inopinatum* Löbl, Italien: Pusteria Brunico, Dorsalansicht. — 6. *inopinatum* Löbl, UdSSR: Arshan, Lateralansicht. — 7. *soror* sp. n., Türkei: Madenli, Dorsalansicht. — 8. id., Lateralansicht.

bis schräg, ohne Beule. Distalteil des medianen Lobus stark ventralwärts gerichtet, schlank; Dorsalseite schwach sklerotisiert; Ventralwand etwas gewellt, endet im Niveau der Parameren. Parameren bei Lateralansicht fast geradlinig, schräg ventralwärts gerichtet, hinter der Basis etwas verjüngt, dahinter bis auf das ein wenig erweiterte Ende etwa gleich breit; bei Dorsalansicht hinter der Basis auffallend breit, von der Mitte verjüngt und weiter bis gegen das Ende zu überall gleich schlank. Innensack dicker als bei *agaricinum*, membranös, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: Norwegen, Finnland, Holland, Deutschland, Polen, Tschechoslowakei, Österreich, Ungarn, Italien, Jugoslawien, östlich über den europäischen Teil Russlands bis Ost-Sibirien und Mongolei.

Untersuchtes Material: **Norwegen:** Akershus: Ullern V. Aker, 1 Ex. (Strand). **Schweden:** Skåne: Verum, Schonen, 2 Ex. (Israelson). **Finnland** (über 100 Ex.): Alandia: Hammarland (Lindberg); Mariehamn (Axelson); Regio aboënsis: Kakskerta; Runsala (Hellén); Åbo (Söderman, Reuter); Karislojo (Sahlberg, Linnaniemi); Lojo (Lindberg); Vihti (Pakarinen); Nylandia: Tvärminne (Frey); Ekenäs (Wellenius); Thusby; Karelia austr.: Seiskari; Satakunta: Rauma (Alava); Tavastia austr.: Somere (Söderman); Pälkäne (Söderman); Kangasala (Söderman); Padasjoki (Sundmann); Kuhmoinen (Ehnberg); Korpi-lahti (Sahlberg); Voikka (Paulomo); Savonia austr.: Kangasniemi (Wohlstedt); Riistina (Renkonen); Karelia ladogensis: Parikkala (Hemdal); Salmis; Tavastia bor.: Viitasaari (Lindberg); Karstula (Stockmann); Savonia bor.: Vehmersalmi (Hemdal); Karelia bor.: Liperi (Palmén); Kontiolahti (Wohlstedt, Axelson); Nurmis (Sahlberg); Ostrobotnia media: Nedervetil (Lindberg); Kuusamo: Virtasalmi (Lindberg); Paanajärvi (Lindberg). **Holland:** Vaals, 1 Ex. (Brakman). **Deutschland:** Westfalen: Venusberg bei Bonn, 6 Ex. (Rüschkamp); Kottenforst bei Bonn, 1 Ex. (Rüschkamp); Sieg-Kreis, Hangelar, 4 Ex. (Rüschkamp); Wahnerheide, 1 Ex. (Rüschkamp); Schwarzwald: Schluchsee, 2 Ex. (Coiffait); Harz: Ottofelsen, 4 Ex. (Mohr); Thüringen: O. Vogtland, Umg. Sohl, 1 Ex. (Ermisch); „Pommern“, 1 Ex. (? Polen). **Polen:** Zielona Góra: Nowa Sól, 4 Ex.; Wroclaw: Nowogrodziec, 3 Ex. (Karpovicz); Bialystok: Bialowieza, 3 Ex. **Tschechoslowakei:** Böhmen: „Boehm. Wald“, 1 Ex.; Mähren: „Moravia“, 1 Ex. (Reitter); Beskyden, Travný, 1 Ex. (Nohel). **Ungarn:** Kőszegi hegys, 1 Ex. (Kaszab); Barlangliget, 1 Ex. **Österreich:** Steiermark: Umg. Graz, 1 Ex. (Praxmarer); Oberösterreich: Windischgarsten, 1 Ex. (Skalitzky); Hohe Tauern, Salesewald, 6 Ex. (Stockmann); Osttirol: Amlacher Au, 5 Ex. (Kofler); Tristacher Au bei Lienz, 2 Ex. (Kofler); Patriasdorf bei Lienz, 1 Ex. (Kofler); Nordtirol: Ötztal, 4 Ex. (Lohse). **Italien:** Südtirol: Pusteria Brunico (Pustertal, Bruneck), 6 Ex. (Binaghi). **Jugoslawien:** Slowenien: Karst, 1 Ex. (Alsheimer); Bosnien: Zavidovic, 1 Ex. (Kendy). **UdSSR:** Karelia: Sortavala (Lindberg); Valkjärvi (Lindberg); Kirjavalaks (Poppius); Gumbaritz (Palmén); Kut-Lahta (Palmén);

Kosmozero; Juustjärvi (Sahlberg); Nykyrta (Lindberg); Rautu (Lindberg); Estland: Tartu (=Jurjew), 3 Ex. (Sumakow); Leningrad: Petrodworec, 1 Ex. (Bianki); Archangelsk: Pinega, Krasnowo Monas., 1 Ex. (Keller); Moskau: Uzkoe bei Moskau, 1 Ex. (Arnoldi); Ukraine: Zmijew, 1 Ex. (Arnoldi); Tomsk: Mariinsk, See Bertschikul, 4 Ex. (Gortschakowskij); Altai: Usnesja na Katuni, 3 Ex. (Gortschakowskij); See Telezk, Iogai, 1 Ex. (Khnzorian); Usbekistan: Schor-Su, Tomi Kuz, 1 Ex. (Cheorow); Jenisejsk: Jurty Kansk, 1 Ex. (Werchowskij); Kamenska, 1 Ex. (Jakobson); Tjumensk, Tugutumskaja, 4 Ex. (Tschekanowskij); Irkutsk: Tunguske, d. Podwolotschnaja, 1 Ex. (Tschekanowskij); Arschan, 7 Ex. (Ahnger); Transbaikal: Tschita, 2 Ex.; Lena, Ust'-Kut, Kiransk, 1 Ex. (Olenin); Lena, Shigal, Zakamen, 1 Ex. (Bianki); Ussuri-Gebiet: Sichota-Alin, Tetjue, 1 Ex. (Formozow); ? Ussuri-Gebiet: Maksimowka, 2 Ex. (Mylenikoff). **Mongolei:** Kentej, Sjuczukte, 7 Ex. (Kozlow).

Scaphisoma soror sp. n.

Holotypus ♂: Türkei, Madenli (Mus. Genève).

Eine kleinere, 1,7 mm lange und fast wie *laeviusculum* fein punktierte Art der *agaricinum*-Gruppe. In den ekto skeletalen Merkmalen weicht sie von den verwandten Arten durch die deutliche, auch bei $\times 50$ Vergrößerung gut sichtbare punktuelle Mikroskulptur des Pygidiums und durch die Ausbildung der Fühler ab. Die Fühler sind kürzer, das 4. Glied ähnlich wie bei *palumboi* breit und kurz, nur 1,3 mal länger als das 3.; 5. Glied abgeplattet und relativ sehr breit, nur ein wenig schmaler als das 8. und fast doppelt so lang wie das 4.; 6. Glied deutlich kürzer und breiter als das 5., ebenso lang und am Ende breit wie das 8.; 8. Glied kurz, 1,9 mal länger als breit; 11. Glied 1,35 mal länger als das vorhergehende.

Aedoeagus (Abb. 7 und 8) wie bei *agaricinum* sklerotisiert, 0,51 mm lang. Basalkapsel viel länger als die Parameren, ihre Distalwand relativ niedrig, nur im unteren und oberen Teil abgerundet. Distalteil des medianen Lobus mässig schlank, stark ventralwärts gebogen, seine Dorsalseite schwach sklerotisiert, die Ventralwand geradlinig, nur vor der Spitze, die im Niveau der Parameren liegt, noch ein wenig stärker gebogen. Parameren bei Lateralansicht schräg ventralwärts gerichtet, abgesehen von der Basis am Oberrand nur am Ende etwas gewölbt, Ventralrand hinter der Basis leicht gewölbt, am Ende etwas konkav. Innensack membranös, lang und schlank, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: Türkei.

Untersuchtes Material: Antakya: Madenli, 8.5.1967, 1 Ex. (Besuchet). Paratypen: Bulghar Dag (= Bolkar Daglari), 1 ♂ und 1 ♀ (Sahlberg) — in Mus. Helsinki.

Scaphisoma palumboi palumboi (Ragusa)

Baeocera palumboi RAGUSA, 1892, Nat. Sicil., 11: 225. Holotypus ♀: Sizilien, Castelvetrano (Inst. Speriment. agricult., Acireale).

Lit.: LÖBL, 1965c: 334 (*erratum*, partim). — TAMANINI, 1969b: 370.

Selbst hatte ich keine Möglichkeit den Typus zu untersuchen, jedoch TAMANINI (1969b: 371) stellte dessen Identität mit einem anderen ♂ von Sizilien,

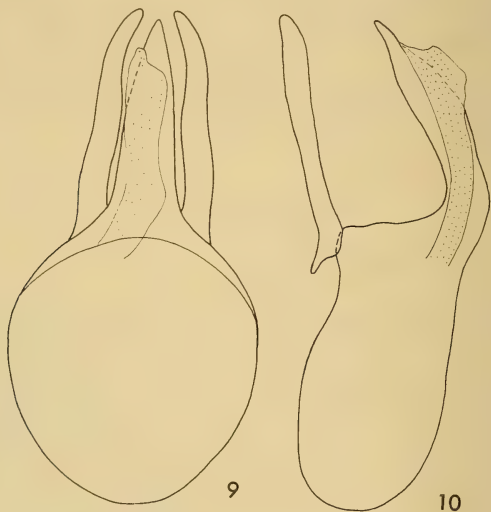


ABB. 9 und 10. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

9. *palumboi palumboi* (Ragusa), Sizilien, Dorsalansicht. —
10. id., Ventralansicht.

welches ursprünglich von mir (LÖBL, 1965c: 335) für *erratum* gehalten wurde, fest. Dieses ♂ bezeichnete Tamanini als „Neoallotypus“.

Die nominate Unterart ist 1,75—1,85 mm lang, unterscheidet sich von den italienischen Arten der *agaricinum*-Gruppe durch die Ausbildung der Fühler, deren 4. Glied relativ breit und kurz, 1,4—1,5 mal länger als das 3. Glied ist; 5. Glied 1,3—1,5 mal länger als das 3. und 4. zusammen; 6. Glied ein wenig kürzer als das 5.; das 8. Glied doppelt oder etwas mehr als doppelt so lang wie breit. Punktierung der Flügeldecken ist ausgesprochen fein, ähnlich wie bei *italicum* oder relativ sehr fein punktierten Exemplaren von *agaricinum*. Mikroskulptur des Pygidiums ist ähnlich wie bei *agaricinum*.

Aedoeagus (Abb. 9 und 10) mässig stark sklerotisiert, 0,42 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre Distalwand hoch, schräg, über dem basalen Tuberkel etwas gewölbt. Distalteil des medianen Lobus leicht ventralwärts gebogen, endet weit über dem Niveau der Parameren, bei Dorsalansicht schlank, gegen seine Mitte zu leicht, dahinter stärker apikalwärts verjüngt und zugespitzt; Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand distalwärts des basalen Drittels gewölbt, die Spitze bei Lateralansicht relativ sehr kurz. Parameren schräg gerichtet, bei Lateralansicht vor der Mitte leicht verjüngt, dahinter allmählich erweitert und etwas gebogen, am breitesten, abgesehen von ihrer Basis, im distalen Viertel; bei Dorsalansicht gewellt, in der basale Hälfte gleichmässig breit, dahinter leicht verjüngt, am Ende nach innen gebogen. Innensack membranös, lang und schlank, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: Sizilien.

Untersuchtes Material: Ficuzza, 1 Ex. (Dodero); „Sicilia“, 3 Ex.

***Scaphisoma palumboi ruffoi* Tamanini, stat. n.**

Scaphisoma ruffoi TAMANINI, 1969, Mem. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona, 16: 483.

Holotypus ♂: Sardinien, Sorgano-Sardo (Mus. Verona).

Länge 1,5—1,8 mm. Weicht von *palumboi* s. str. durch die dichtere Punktierung der Flügeldecken und durch das oft kürzere 4. Fühlerglied, das 1,15—1,4 mal länger als das 3. Glied ist, ab.

Aedoeagus (Abb. 11 und 12) 0,45—0,50 mm lang. Unterscheidet sich von jenen des *palumboi* s. str. durch: Distalteil des medianen Lobus stark ventralwärts gebogen, breiter, gegen das zugespitzte Ende zu fast parallelseitig, Ventralwand hinter der Mitte leicht eingedrückt, die Spitze bei Lateralansicht lang und gerade. Parameren bei Lateralansicht gewellt, vor dem Ende etwas erweitert, sonst, ausser der Basis, überall gleich breit; bei Dorsalansicht am breitesten hinter der Mitte, das verjüngte Ende kürzer.

Verbreitung: Sardinien.

Untersuchtes Material: Sadali, 1 Ex. (Dodero); Lula, 1 Ex. (Dodero); S. Sperate, 1 Ex. (Dodero); Tempio, 1 Ex. (Dodero); Seul, 3 Ex. (Dodero); Santadi, 5 Ex. (Dodero); Esterzili, 4 Ex. (Dodero); Mte J. Fratelli, 1 Ex. (Lostia).

***Scaphisoma palumboi erratum* Löbl, stat. n.**

Scaphosoma erratum LÖBL, 1965, Acta ent. bohemosl., 62: 334. Holotypus ♂: Algerien, Dj. Edough Bugeaud (Mus. Praha).

Lit.: LÖBL, 1967c: 34. — TAMANINI, 1969a: 487.

Diese Unterart weicht in den äusserlichen Merkmalen von *palumboi ruffoi* durch die in der Regel noch ein wenig dichter punktierten Flügeldecken ab.

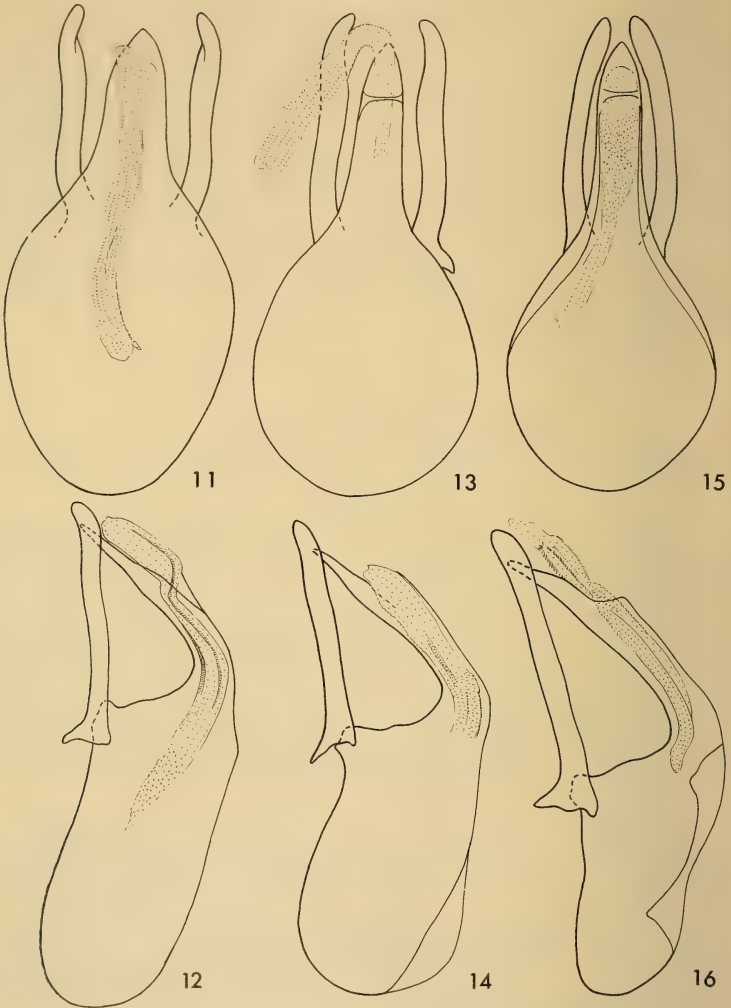


ABB. 11 bis 16. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

11. *palumboi ruffoi* Tamanini, Sardinien: Santadi, Dorsalansicht. — 12. id. Ventralansicht.
 13. *palumboi erratum* Löbl, Algerien: Bou Berak, Innensack ausgestülpt, Dorsalansicht.
 14. *palumboi erratum* Löbl, Marokko: Tanger, Lateralansicht. — 15. *loebli* Tamanini, Calabria, Dorsalansicht. — 16. *loebli* Tamanini, Türkei: Gök Dag, Innensack zum Teil ausgestülpt, Lateralansicht.

Aedoeagus (Abb. 13 und 14) ist grösser, 0,49—0,55 mm lang. Distalteil des medianen Lobus ist wie bei *palumboi ruffoi* stark ventralwärts gerichtet, jedoch schlank, ähnlich jenem von *palumboi* s. str., seine Ventralwand hinter der Mitte leicht gewölbt, die Spitze (Lateralansicht) länger und schlanker als bei *palumboi* s. str. Parameren bei Lateralansicht kaum gewellt, fast gleichmässig breit, bei Dorsalansicht hinter der Mitte kaum merklich erweitert, im distalen Teil verjüngt und nach innen gebogen.

Verbreitung: Marokko, Algerien, Tunesien.

Untersuchtes Material: **Marokko:** Tanger, 9 Ex. (Escalera); Tanger, 46 Ex.; Larache, 1 Ex. (Escalera); Boulhaul, 5 Ex. (Antoine); „Marokko“, ohne nähere Angaben, 4 Ex. **Algerien:** Dj. Edough Bugeaud, 1 Ex. (Rambousek); Laverdure, 3 Ex. (Mañan); Qued Shout, 1 Ex. (Mañan); Yakouren, 6 Ex. (Puel); Djidjelli, 4 Ex.; Bou Berak, 5 Ex. (Puel); „Forêt d'Aschrit“, 1 Ex.; „Algérie“, 1 Ex. **Tunesien:** Ain Draham, 7 Ex. (Besuchet, Bodemeyer, Mañan).

Scaphisoma loebli Tamanini

Scaphisoma loebli TAMANINI, 1969, Atti Soc. ital. Sci. nat., 109: 372. Holotypus ♂: Italien, Milano (Mus. Milano).

Diese Art ist vielleicht identisch mit *Sphaeridium pulicarium* Rossi, 1792, das seit dem Jahr 1808 (GYLLENHAL, 1808: 187) bis heute für Synonym mit *agaricinum* gehalten wird. Das original Material von *pulicarium* ist nicht in der Rossi-Sammlung, die im Museum Berlin aufbewahrt ist und ging offenbar verloren. Heute ist es nicht Möglich die Identität von *pulicarium* mit einer Art der *agaricinum*-Gruppe nur nach der Beschreibung zu beweisen. Der Name *Sphaeridium pulicarium* Rossi ist deshalb für nomen dubium zu halten.

Länge 1,5—1,9 mm. Von *agaricinum* nur durch die im Durchschnitt feinere Punktierung, meistens ein wenig kürzeres 4. Fühlerglied und durch die Form des Aedoeagus abweichend.

Aedoeagus (Abb. 15 und 16) mässig stark sklerotisiert, 0,41—0,50 mm lang. Basalkapsel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand hoch, schräg, in der Mitte leicht gewölbt. Distalteil des medianen Lobus schlank, im mittleren Teil parallelseitig, stark ventralwärts gebogen, die Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand fast gerade, vor dem Ende etwas konkav, Spitze liegt im Niveau der Parameren. Parameren nur leicht schräg gerichtet, schlank, bei Lateralansicht am Ende leicht erweitert, sonst, abgesehen von der Basis, etwa gleich breit; bei Dorsalansicht nach innen gebogen, im distalen Teil leicht erweitert, sonst gleichmässig schlank. Innensack schlank, membranös, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: Frankreich, Schweiz, Italien, Jugoslawien, Albanien (nach Tamanini, l.c.), Türkei.

Untersuchtes Material: **Frankreich:** Lyon: Vaugneray, 4 Ex. (Coiffait); Basses Pyrénées: Rébénacq, 1 Ex. (Dodero); St. Jean, Pied de Port, 1 Ex. (Dodero); Vaucluse: La Bonde, 1 Ex. (Fagniez); Bouches du Rhone: Eygineres, 3 Ex. (Thérond); Var: Les Maures, 3 Ex. (Fagniez); Alpes Maritimes: Antibes, 3 Ex. (Buchet); Nice, Canal de la Vésubie, 2 Ex. (Buchet); Korsika: Bocognano, 2 Ex. (Lindberg). **Schweiz:** Tessin: Magadino, 6 Ex. (Besuchet); Novaggio, 1 Ex. (Besuchet). **Italien:** Lombardia: Groana, 21 Ex. (Alzona); Pavia-conflue, Po-Ticino, 1 Ex. (Binaghi); Arcisate, 1 Ex. (Binaghi); Piemonte: Coazze, 5 Ex. (Dodero); Procaria, 2 Ex. (Dodero); Alagna, Sesia, 2 Ex. (Dodero); „Piemonte“, 1 Ex. (Baudi); Imperia: Nava, 1 Ex. (Solari); Liguria: Altare, 5 Ex. (Bordoni); S. Stef. di Aveto, 1 Ex. (Dodero); Trieste: carso di Trieste, Prosecco, Gabrovizza, 1 Ex. (Solari); Emilia: Sala, 1 Ex. (Fiori); Toscana: Grassina, 4 Ex. (Bordoni); dint. Firenze, Osmannoro, 5 Ex. (Bordoni); Arezzo: Lipiano, 1 Ex. (Andreini); Alpe de la Luna, 1 Ex. (Dodero); Pieve S. Stefano, Mte dei Frati, 1 Ex. (Andreini); Umbria: Gubbio, 3 Ex. (Bensa); Mte Penna, 1 Ex. (Dodero); Lazio: Oriolo romana, 21 Ex. (Dodero); Filettino, 6 Ex. (Dodero); Calabria: 1 Ex. (Fiori), mit nicht lesbaren Lokalitätangabe. **Jugoslawien:** Dalmatien: Mljet, 2 Ex. (Gobanz). **Türkei:** Istanbul: Umg. Sile, 5 Ex. (Schweiger); Sakarya: Sapanca (=Sabandja), 1 Ex. (Bodemeyer); Bolu: Elmalik, 2 Ex. (Besuchet); Pass zwischen Bolu und Kaynash, 8 Ex. (Schweiger); Ordu: Akkus, 1400 m, 1 Ex. (Heinz & Korge); „Gök Dag“, 1 Ex. (Bodemeyer).

Scaphisoma simillimum sp. n.

Holotypus ♂: Türkei, Borçka-Hopa (Mus. Genève).

Länge 1,75—1,80 mm. Dem *loebli* äusserst ähnlich, weicht von dieser, sowie von allen anderen Arten durch die Form des Aedoeagus ab.

Aedoeagus (Abb. 17 und 18) mässig stark sklerotisiert, 0,39—0,40 mm lang. Basalkapsel so lang wie die Parameren, ihre Distalwand im mittleren Teil leicht gewölbt. Distalteil des medianen Lobus breit, stark ventralwärts gebogen, seine Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand geradlinig, Spitze liegt im Niveau der Parameren. Parameren kaum schräg gerichtet, bei Lateralansicht von der Mitte gegen das Ende zu leicht erweitert, Oberrand leicht konkav, Unterrand konvex; bei Dorsalansicht schlank, im medialen Teil etwas verjüngt, sonst, abgesehen von der Basis, überall gleich breit, im basalen Teil leicht gebogen und dahinter etwas konvergierend. Innensack membranös, ohne Flagellum oder Armatur, im basalen Teil auffallend schlank und etwas stärker sklerotisiert.

Verbreitung: Türkei, UdSSR: Kaukasus.

Untersuchtes Material: Holotypus: **Türkei:** Artvin: zwischen Borçka und Hopa, 14.5.1967 (Besuchet). Paratypen: **Türkei:** Rize, Iliça (Ayder), Tal von Ardeşen, 1000—1200 m, 28.7.1968, 2 ♂♂ und 2 ♀♀ (Korge). **UdSSR:** Grusinien:

Abastumani, 1 ♂ (Leder); „Kaukas. occid. Utch Dere“, 1 ♂ (Stark); „Kaukas“, 1 ♂ (Leder)—in Mus. Genève, Budapest und coll. Korge.

Scaphisoma italicum Tamanini

Scaphosoma italicum TAMANINI, 1955, Ann. Inst. Mus. Zool. Univ. Napoli, 7, 11: 15.

Holotypus ♂: Italien: Val Santicelli (Mus. Napol).

Lit.: LÖBL, 1964a: 4. — LÖBL, 1967c: 35. — TAMANINI, 1969b: 370.

Eine kleinere, 1,6—1,7 mm lange und relativ fein punktierte Art der *agaricinum*-Gruppe, von *agaricinum* unterscheidet sie sich in den äusserlichen Merkmalen durch die, in der Regel, leichter erhabene Nahtgegend der Flügeldecken und durch die feinere Mikroskulptur des Pygidiums.

Aedoeagus (Abb. 19 und 20) ein wenig schwacher sklerotisiert als bei den verwandten Arten, 0,34—0,37 mm lang. Basalkapsel viel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand hoch, tief regelmässig konkav. Distalteil des medianen Lobus schlank, bis auf das verjüngte Ende fast parallelseitig, leicht schräg ventralwärts gebogen, die Spitze liegt über dem Niveau der Parameren, seine Dorsalseite schwach sklerotisiert, die Ventralwand etwas gewellt. Parameren ein wenig schräg gerichtet, bei Lateralansicht ihr Oberrand im mittleren Teil konkav verjüngt, Unterrand fast gerade; bei Dorsalansicht leicht nach innen gebogen, im distalen Drittel etwas erweitert. Innensack membranös, schlank, ohne Flagellum oder Armatur, Ductus ejaculatorius stärker sklerotisiert.

Verbreitung: Italien, Albanien.

Untersuchtes Material: **Italien:** Teramo: Montepagano, 1 Ex. (Paganetti); Lazio: Frosinone, Filettino, 3 Ex. (Dodero); Apulia: Mte Gargano, 2 Ex. (Hilf); Mte Gargano, 3 Ex.; Calabria: Mass. Pollino, Collorito, 3 Ex.; Sila Piccola, Villagio, 6 Ex. (Binaghi); Aspromonte, 1 Ex. **Albanien:** Velipoja, 2 Ex. (Mustajbeg).

Scaphisoma coreyricum Löbl

Scaphosoma coreyricum LÖBL, 1964, Annot. zool. bot. Bratislava, 1: 1. Holotypus ♂: Korfu (Mus. Budapest).

Lit.: LÖBL, 1967c: 35.

Durch die Grösse, 2—2,1 mm lang, unter den verwandten Arten auffallende Art, von *agaricinum* auch durch die Ausbildung der Fühler abweichend: 4. Glied kurz, etwa so lang bis 1,5 mal länger als das 3. Glied; das 5. breiter, oft kaum schlanker und so lang bis merklich länger als das 6. Glied.

Aedoeagus (Abb. 21 und 22) mässig stark sklerotisiert, 0,60—0,62 mm lang. Basalkapsel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand hoch, leicht konkav. Distalteil des medianen Lobus ziemlich breit, gegen die Spitze zu allmählich

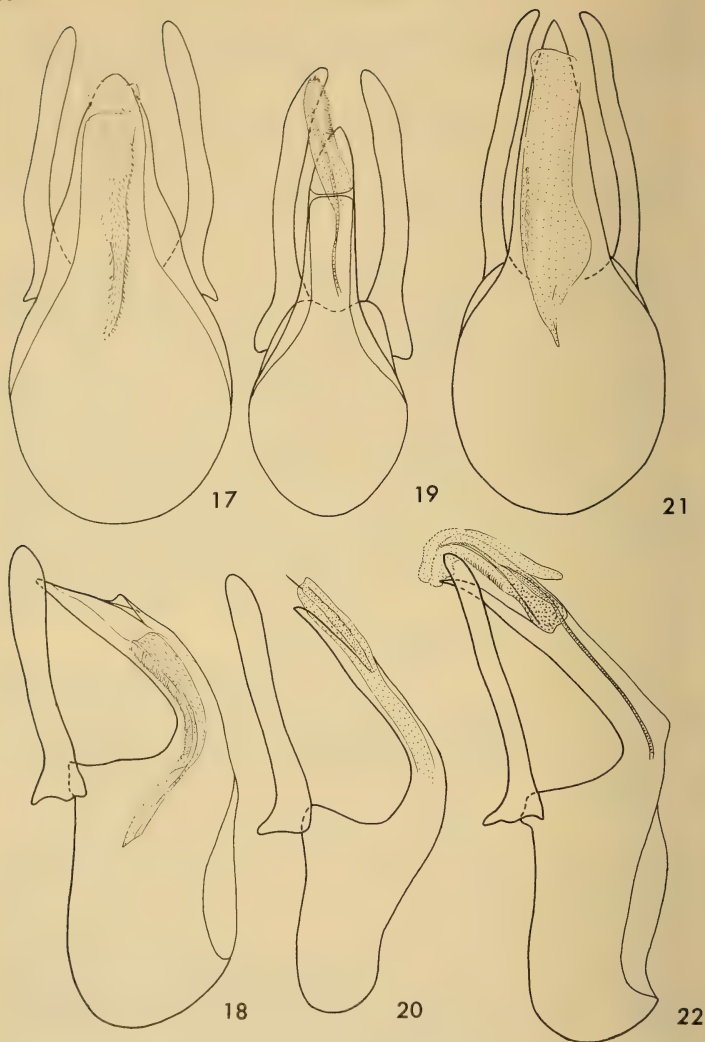


ABB. 17 bis 22. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

17. *simillimum* sp. n., Türkei: zwischen Borçka und Hopa, Dorsalansicht. — 18. *simillimum* sp. n., Türkei: Iliça, Lateralansicht. — 19. *italicum* Tamanini, Italien: Sila Piccola, Innensack ausgestülpt, Dorsalansicht. — 20. *italicum* Tamanini, Italien: Mte Gargano, Innensack zum Teil ausgestülpt, Lateralansicht. — 21. *corcyricum* Löbl, Zypern, Dorsalansicht. — 22. *corcyricum* Löbl, Türkei: Madenli, Innensack ausgestülpt, Lateralansicht.

verjüngt, stark ventralwärts gebogen, die Spitze liegt unter oder im Niveau der Parameren, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand fast gerade, am Ende stärker gebogen. Parameren nur etwas schräg gerichtet, bei Lateral- und bei Dorsalansicht gleichmässig schlank, leicht gewellt. Innensack membranös, ohne Flagellum oder Armatur, Ductus ejaculatorius stärker sklerotisiert.

Verbreitung: Jugoslawien, Griechenland, Zypern, Türkei.

Untersuchtes Material: **Jugoslawien:** Dalmatien: Mljek, 3 Ex. (Gobanz).

Griechenland: Athos, 9 Ex. (Schatzmayer); Korfu, 1 Ex. (Paganetti); **Zypern:** Troodos, 13 Ex. (Linberg). **Türkei:** Antalya: Madenli, 1 Ex. (Besuchet); Antalya, 2 Ex. (Wittmer); Bulghar Dag, 1 Ex. (Sahlberg); Izmir: zwischen Bergama und Kozak, 1 Ex. (Besuchet).

Scaphisoma laeviusculum Reitter

Scaphosoma laeviusculum REITTER, 1898, Ent. Nachr., 24: 314. Holotypus ♂: Aserbaidshan, Lenkoran (! Mus. Budapest).

Lit.: LÖBL, 1964a: 4. — KOFLER, 1970: 57.

Länge 1,6—1,9 mm. In den äusseren Merkmalen von *agaricinum* durch die schlankeren Fühlerglieder, feinere Punktierung und nicht mikroskulptiertes Pygidium abweichend. Das 6. und 8. Fühlerglied ist besonders deutlich schlanker als bei *agaricinum*, das 6. ist manchmal kaum breiter als das 5. Glied, das 8. Glied ist bis 2,7 mal länger als breit.

Aedeagus (Abb. 23 und 24) ziemlich stark sklerotisiert, 0,51—0,56 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre Distalwand hoch, regelmässig konkav. Distalteil des medianen Lobus schlank, stark ventralwärts gebogen, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand bildet einen konkaven Bogen, Spitze liegt im oder unter dem Niveau der Parameren. Parameren distalwärts gerichtet, bei Lateralansicht leicht gewellt und abgesehen von der Basis überall gleich breit, bei Dorsalansicht gegen dem medialen Teil zu erweitert, am breitesten vor der Mitte, dahinter distalwärts verjüngt, am Ende plötzlich nach innen gebogen. Innensack sehr lang, mit sehr schlankem, stark sklerotisierten, schlauchförmigen basalen Teil und breiterem membranösen distalen Teil, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: Kaspisches Gebiet der UdSSR und Iran.

Untersuchtes Material: **UdSSR:** Armenien: „Armen. Geb., Caucasus“, 1 Ex.; Aserbaidshan: Lenkoran, 17 Ex. (Leder); Aleksejewka bei Lenkoran, 1 Ex. (Znojko); Talysch, Biljasar, 2 Ex. (Arnoldi); Talysch, Diwagatsch am Fluss Wascharu-tschaj, 1 Ex. (Znojko); „Kasp. Meergebiet—Talysch“, 6 Ex.; Turkmenien: Kopet Dag, Siaret, 1 Ex. (Hauser); „Kaukasus“, ohne nähere Angaben, 7 Ex.; „Russia mer.“, 1 Ex. (Reitter); „Russia mer.“, 7 Ex. **Iran:** Safid Rud, Gassan Kiade, 8 Ex. (Iljin); Gorgan, 2 Ex. (Leonhard); Bandar-e Pahlavi, 3 Ex. (Iljin); „Kischtybi“, 1 Ex. (Iljin).

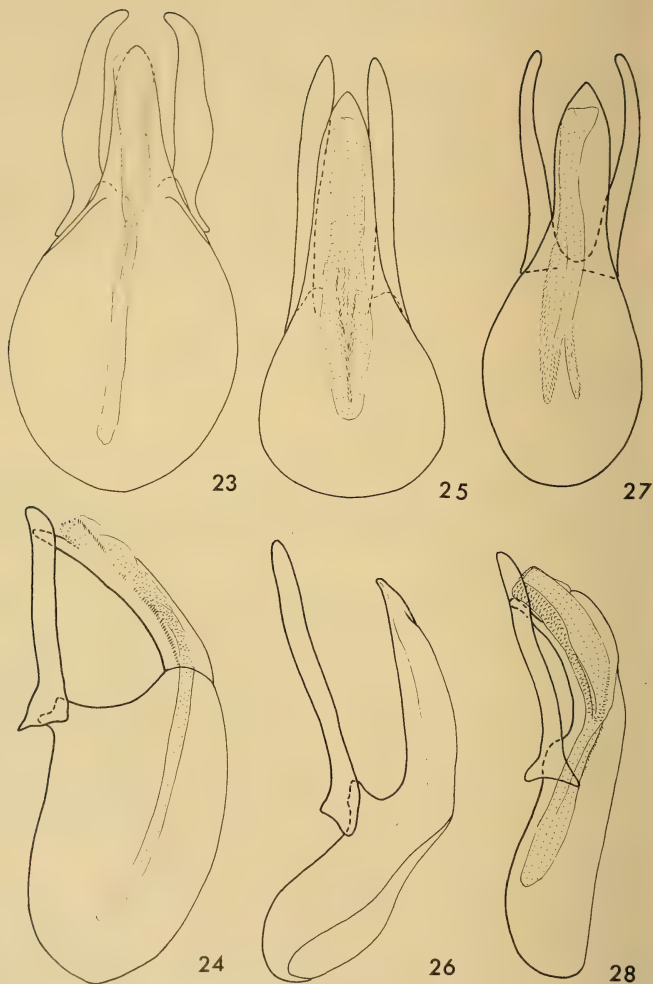


ABB. 23 bis 28. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

23. *laeviusculum* Reitt., UdSSR: Lenkoran, Dorsalansicht. — 24. id. Lateralansicht. — 25. *boleti* (Panz.), Slowakei: Bratislava, Dorsalansicht. — 26. id. Lateralansicht. — 27. *colasi* Löbl, Japan, Dorsalansicht. — 28. *colasi* Löbl, Japan: Kusharo, Innensack ausgestülpt, Lateralansicht.

Scaphisoma boleti boleti (Panzer)

Scaphidium boleti PANZER, 1793, Fauna Germ., 12: 16. Typus: Deutschland, Göttingen (? Mus. Berlin).

Scaphosoma agaricinum var. *robustior* PIC, 1905, Échange, 21: 169. Lectotypus ♀: Türkei, Taurus (! Mus. Paris) — **syn. n.**

Lit.: LUNDBLAD, 1952: 31 (*agaricinum*). — TAMANINI, 1954: 88 (*agaricinum*). — LÖBL, 1964a: 3. — KOFLER, 1968: 39. — HANSEN, 1968: 234. — TAMANINI, 1969b: 366.

Das als vermutlicher Typus gehaltene ♀ im Mus. Berlin ist bezettelt: „Aschersl. Lüben“, „*boleti* Heer Scaphid. *boleti* Panz.“ und mit der Nummer „7701“ versehen. Diese Angaben stimmen nicht mit jenen von Panzer überein. Es ist zweifelhaft, ob das Originalmaterial von *boleti* noch existiert. Allerdings ist die Deutung dieser, unter den westpalaearktischen *Scaphisoma* isoliert stehende Art, seit ERICHSON, 1845: 10 geklärt. Meine Auffassung dieser Art stimmt mit der Beschreibung und Abbildung von Panzer sowie mit jener von Erichson überein.

Die Originalserie von *robustior* besteht aus 2 ♀♀ *boleti* und 1 ♀, das offenbar mit *coreyricum* identisch ist (die Fühler sind abgebrochen). Das erste Exemplar, ein ♀ *boleti* wird als Lectotypus designiert und trägt nun die von Pic handschriftlich geschriebenen Zettelchen „Hadjin Dagi Taurus“ und „*agaricinum* v. *robustior* Pic“. Die übrigen zwei Exemplare werden als Paralectotypen bezeichnet.

Länge 1,6—1,9 mm. Färbung dunkelbraun oder rötlich bis hellbraun, Apikalrand der Flügeldecken, terminale Abdominalsegmente, Fühler und Beine heller. Fühler mässig lang, ab dem 5. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied schlank, etwa 1,7 mal länger als das 3.; 5. Glied ein wenig länger und breiter als das 4.; 6. Glied ein wenig länger und viel breiter als das 5.; 8. Glied etwa so lang und so breit bis merklich breiter als das 6., 2,5 bis fast 3 mal länger als breit; 7. Glied um ein Sechstel länger als das 8.; 11. Glied ein wenig länger als die vorhergehenden. Halsschild fein und ziemlich dicht, bei $\times 20$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Scutellum bis auf die Spitze oder völlig vom Halsschildlappen überdeckt. Flügeldecken viel gröber und spärlicher als der Halsschild punktiert; Apikalrand kaum abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend im vorderen Drittel der Flügeldeckenlänge flach, sonst leicht erhaben; Nahtpunktreihe relativ spärlich; Nahtstreifen ziemlich tief, biegen vorne nach aussen, werden dort viel feiner, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, vor der Mitte der Basalbreite der Flügeldecken nähern sie sich dem Basalrand zu und löschen knapp vor dem äusseren Drittel der Basalbreite aus. Pygidium mit punktueller Mikroskulptur, spärlich und sehr fein punktiert. Punktierung des Metasternums im medialen Drittel spärlich und fein, zwischen den Hinterhüften und an den Seiten gröber, jedoch merklich feiner als jene des Flügeldecken. Das 1. freiliegende Sternit mit feiner runzeligen Mikroskulptur, die gegen den Seitenrand zu aufhört, versehen und fast regelmässig, feiner und

so dicht bis ein wenig dichter als die Seiten des Metasternums punktiert; post-coxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 25 und 26) leicht sklerotisiert, 0,37—0,43 mm lang. Basalkapsel viel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand niedrig und konkav. Distalteil des medianen Lobus lang und relativ breit, im medialen Teil distalwärts leicht verjüngt, ventralwärts mässig stark gebogen, Spitze liegt weit über den Parameren; Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand fast gerade, nur vor dem Ende etwas konkav und die stumpfe Spitze stärker gebogen. Parameren schräg ventralwärts gerichtet, bei Lateralansicht fast gleichmässig breit, bei Dorsalansicht zum Teil vom medialen Lobus überdeckt, ab dem basalen Viertel gegen das distale Viertel zu leicht erweitert, dahinter gegen das Ende zu verjüngt. Innensack membranös, lang, mit basalem stärker sklerotisierten, distalwärts gespaltenen Tubus, ohne Flagellum.

Verbreitung: Europa, von Skandinavien südlich bis Spanien und Italien, östlich bis zum Kaukasus und Kleinasien.

Untersuchtes Material: von allen europäischen Ländern (ausgenommen Portugal) und von der Türkei.

***Scaphisoma boleti dilutum* Reitter, stat. n.**

Scaphosoma dilutum REITTER, 1885, Wien. ent. Ztg., 4: 83. Holotypus ♀: Aserbaidshan, Lenkoran (! Mus. Budapest).

Lit.: LÖBL, 1964a: 3.

Diese geographische Unterart unterscheidet sich durch die in der Regel hellere Färbung und besonders durch die feinere und spärlichere Punktierung der Flügeldecken, des Metasternums und des 1. freiliegenden Sternits. Die Entfernungen zwischen einzelne Punkte an den Flügeldecken sind etwa 2—3 mal so gross wie ihre Durchmesser.

Verbreitung: Aserbaidshan und ? Turkmenien.

Untersuchtes Material: Aserbaidshan: Lenkoran, 28 Ex. (Leder); ? Turkmenien: „Turkestan“, 2 Ex.

***Scaphisoma colasi* Löbl**

Scaphosoma colasi LÖBL, 1965, Ent. Bl., 61: 55. Holotypus ♂: Japan, Tokyo (Mus. Paris).

Länge 1,7—1,75 mm. Färbung dunkelbraun. Fühler mässig lang, ab dem 5. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied sehr schlank, 1,5 bis fast 2 mal länger als das 3.; 5. Glied merklich breiter als das 4. und ein wenig länger als das 3. und 4. zusammen; 6. Glied deutlich breiter und länger als das 5.; 7. Glied ebenso lang bis ein wenig länger als das 5. und 6. zusammen; 8. Glied etwas kürzer bis so lang wie das 6., etwa dreimal länger als breit; 11. Glied ein wenig länger als das vor-

hergehende. Halsschild dicht und mässig fein, bei $\times 15$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken vorne spärlicher und ebenso fein wie der Halsschild, sonst gröber, besonders vor dem Apex viel gröber punktiert; Apikalrand fast gerade; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken und löschen ausserhalb der Mitte der Basalbreite der Flügeldecken aus. Pygidium runzelig mikroskulptiert, an der Basis ziemlich dicht und sehr fein, distalwärts allmählich spärlicher und noch feiner punktiert. Metasternum in der Mitte und in der Nähe der Met-Episternen, besonders proximalwärts, sehr fein und sehr spärlich, sonst gröber und dichter punktiert. Das 1. freiliegende Sternit sehr fein runzelig mikroskulptiert, ähnlich mässig grob, jedoch spärlicher als der gröber punktierte Teil des Metasternums punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 27 und 28) schwach sklerotisiert, 0,43–0,47 mm lang. Basalkapsel etwa so lang wie die Parameren, ihre Distalwand sehr niedrig und schräg. Distalteil des medianen Lobus schlank, im medialen Teil fast parallelseitig; Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand konkav, nur in der distalen Hälfte schräg ventralwärts gerichtet, die Spitze liegt im Niveau der Parameren und ist verdickt. Parameren schlank, leicht schräg gerichtet, bei Lateralansicht gewellt, überall fast gleich breit; bei Dorsalansicht gegen das distale Drittel zu leicht verjüngt, Distaldrittel gebogen, gleichmässig breit. Innensack membranös, lang und schlank, an der Basis gespalten, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Honshu: Tokyo, 1 Ex. (Gallois); Tottori: Mt. Daisen, 2 Ex. (Sawada); Kyoto, 1 Ex. (Nakane); Mie: Hirakura, 3 Ex. (Nakane); Hokkaido: Kushiro: See Kussharo, 2 Ex. (Nakane); „Japan“, 1 Ex

***Scaphisoma laevigatum* sp. n.**

Holotypus ♂: Japan, Hyogo (Mus. Genf).

Länge 1,35 mm. Färbung rötlichbraun. Fühler mässig lang, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied schlank, etwa doppelt so lang wie das 3.; 5. Glied ein wenig breiter als das 4. und so lang wie das 3. und 4. zusammen; 6. Glied fast so lang und merklich breiter als das 5.; 7. Glied um ein Viertel länger als das 6.; 8. Glied kaum länger als das 6. und dreimal länger als breit; 11. Glied deutlich länger als die vorhergehenden. Halsschild spärlich und relativ grob, bei $\times 10$ Vergrössung deutlich sichtbar punktiert. Distaler Teil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken vorne ähnlich wie der Halsschild, sonst merklich gröber punktiert; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Naht in der distalen Hälfte leicht erhaben; Nahtstreifen fein, löschen vorne noch hinter dem Niveau des Scutellums aus und sind weiter nur

angedeutet durch eine dunkle Punktreihe, die seitlich des Halsschildlappen endet. Pygidium mit kaum wahrnehmbarer punktueller Mikroskulptur versehen, äusserts fein punktiert. Punktierung des Metasternums in den Eindrücken zwischen den Hinterhüften dicht und ziemlich grob, an den Seiten ebenfalls ziemlich grob aber spärlich, sonst im medialen Teil sehr fein und spärlich. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, im medialen Teil feiner, an den Seiten ähnlich wie die Seiten des Metasternums punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 29 und 30) schwach sklerotisiert, 0,34 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre Distalwand sehr niedrig und gewölbt. Distalteil des medianen Lobus sehr dick, gerade distalwärts gerichtet, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand gegen das distale Drittel zu etwas konvex, Distaldrittel gerade und leicht schräg gerichtet, die eigene Spitze gebogen und endet im Niveau des Oberrandes der Parameren. Parameren sehr schlank, leicht schräg liegend, bei Lateralansicht hinter der Basis gebogen, im medialen Drittel etwas verjüngt; bei Dorsalansicht gerade und überall gleich breit. Innensack membranös, lang, relativ breit, sein Proximalteil und Ductus ejaculatorius stärker sklerotisiert, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Honshu: Hyogo, 1 Ex.

Scaphisoma rufum Achard

Scaphosoma rufum ACHARD, 1923, Fragm. ent. Prague: 115. Holotypus ♀: Japan, Nagasaki (! Mus. London).

Lit.: MIWA & MITONO, 1943: 542. — NAKANE, 1955: 56. — LÖBL, 1966: 132.

Länge 1,5—1,7 mm. Färbung hell rötlichbraun bis hellbraun. Fühler ziemlich kurz, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied schlank, 1,6—1,9 mal länger als das 3.; 5. Glied schlank, jedoch deutlich breiter als das 4., etwa so lang wie das 3. und 4. zusammen; 6. Glied auffallend breiter und um ein Fünftel länger als das 5.; 8. Glied schlank, etwas kürzer bis so lang wie das 6., dreimal länger als breit; 11. Glied ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild dicht und sehr fein, bei $\times 25$ Vergrössung kaum deutlich sichtbar punktiert. Distalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken vorne spärlicher aber ähnlich fein wie der Halsschild, distalwärts ab dem medialen Drittel gröber, jedoch noch immer ausgesprochen fein punktiert, am Apex wird die Punktierung wieder feiner; Apikalrand abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt ein wenig hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach; Nahtstreifen mässig tief, biegen vorne nach aussen, werden viel seichter, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, vor der Mitte der Basalbreite der Flügeldecken biegen sie gegen den Basalrand zu und löschen aus. Pygidium mit kaum wahrnehmbarer punktueller Mikroskulptur versehen, sehr fein und ziemlich dicht punktiert. Metasternum zwischen den Hinterhüften

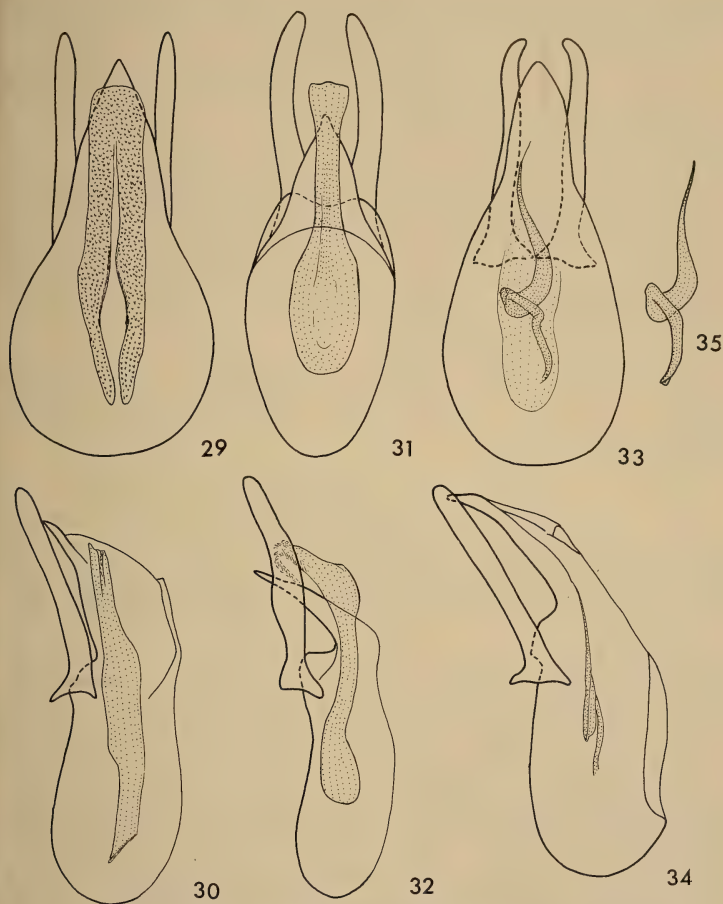


Abb. 29 bis 35. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

29. *laevigatum* sp. n., Japan: Hyogo, Dorsalansicht. — 30. id. Lateralansicht. — 33. *rufum* Achard, Korea: Gensan, Dorsalansicht. — 32. id. Lateralansicht. — 33. *subalpinum subalpinum* Reitt., Ungarn: Pécs, Dorsalansicht. — 34. id. Lateralansicht. — 35. *subalpinum ussuricum* Pic, UdSSR: Sedanka, Flagellum bei Dorsalansicht.

mässig fein und dicht punktiert, einzelne Punkte erreichen dort eine Grösse wie die Entfernungen zwischen ihnen, sonst spärlich und sehr fein punktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, spärlich und sehr fein punktiert; postcoxale Flächen gross, reichen ein wenig hinter die Mitte der Sternitlänge.

Aedoeagus (Abb. 31 und 32) schwach sklerotisiert, 0,32 mm lang. Basalkapsel ein wenig länger als die Parameren, ihre Distalwand niedrig und senkrecht. Distalteil des medianen Lobus kurz, im basalen Teil sehr breit, distalwärts allmählich zugespitzt, stark ventralwärts gebogen, Dorsalseite sehr schwach sklerotisiert, Ventralwand fast gerade, Spitze liegt unter dem Niveau der Parameren. Parameren relativ breit, kaum schräg gerichtet, bei Lateralansicht am breitesten vor der Mitte, der Oberrand bildet einen breiten Bogen, der Unterrand ist gewellt; bei Dorsalansicht etwa gleichmässig breit. Innensack membranös, lang, ohne Flagellum oder Armatur, in der Basalhälfte erweitert und ovalförmig.

Verbreitung: Japan, Korea.

Untersuchtes Material: **Japan:** Kiushu: Nagasaki, 2 Ex. (Lewis); Sata Shima, 1 Ex. (Sawada); Shikoku: Kochi: Kuroson, 5 Ex.; Honshu: Kanagawa, 2 Ex. (Sauter); Hokkaido: Kushiro: See Kussharo, 2 Ex. (Nakane). **Nordkorea:** Gensan, 3 Ex.

***Scaphisoma subalpinum subalpinum* Reitter**

Scaphisoma subalpinum REITTER, 1881, Verh. zool. bot. Ges., 30: 44. Holotypus ♂: Tschechoslowakei, Beskyden (! Mus. Budapest).

Lit.: LUNDBLAD, 1952: 28. — TAMANINI, 1955: 13. — LÖBL, 1964a: 3. — LÖBL, 1964b: 71. — KOFLER, 1968: 40. — HANSEN, 1968: 235. — TAMANINI, 1969b: 364.

Länge 1,7—2,35 mm. Fühler lang, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied kurz und breit, 1,4—1,7 mal länger als das 3. Glied; 5. Glied ein wenig breiter, länger als das 3. und 4. zusammen; 6. Glied deutlich grösser als das 5.; 8. Glied kurz, etwas kürzer als das 5. und etwa doppelt so lang wie breit; 7. Glied etwa um ein Drittel länger als das 8.; 11. Glied ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild relativ grob, bei $\times 10$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Scutellum zum Teil freiliegend. Flügeldecken dicht und merklich gröber als der Halsschild punktiert, nur gegen die Basis zu wird die Punktierung feiner und ziemlich ähnlich jener des Halsschildes; Apikalrand gerade; apikaler Innenwinkel liegt etwas vor bis im Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, sonst dachförmig erhaben; Nahtpunktreihe dicht; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, im äusseren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken werden sie feiner und enden. Pygidium mit punktueller Mikroskulptur versehen, an der Basis ziemlich dicht und relativ grob, apikalwärts feiner und spärlicher punktiert. Punktierung des Metasternums merklich feiner als jene der Flügeldecken, zwischen den Hinterhüften und zwischen

den Hinter- und Mittelhüften sehr dicht, in der Mitte und besonders gegen den Seitenrand zu viel spärlicher. Das 1. freiliegende Sternit im medialen Drittel mit deutlicher, sehr dichter punktueller Mikroskulptur versehen, dort etwa so grob wie das Metasternum und dicht punktiert, an den Seiten ohne Mikroskulptur und spärlicher punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 33 und 34) mässig stark sklerotisiert, 0,60—0,70 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre Distalwand niedrig und schräg. Distalteil des medianen Lobus breit, erst in der apikalen Hälfte stärker verjüngt, Dorsal-seite schwach sklerotisiert, Ventralwand leicht schräg gerichtet, gerade, nur am Ende stärker gebogen, Spitze liegt im Niveau der Parameren. Parameren schlank, bei Lateralansicht gerade, gleichmässig breit, mässig schräg gerichtet; bei Dorsalansicht leicht gewellt, breiter in der basalen Hälfte als in der distalen. Innensack mit starkem gekrümmten Flagellum, sein Basalteil schlank und doppelt gebogen, geht nach einem Knoten in den breiten medialen Teil über, terminalwärts verjüngt.

Verbreitung: Nordeuropa bis nördlich des 68 Breitengrad, Mitteleuropa, Frankreich, Italien südlich bis Calabrien, Balkan, europäischer Teil Russlands südlich bis zum Kaukasus.

Untersuchtes Material: **Norwegen:** Troms indre: Maalselven; Nordland søre indre: Malselv; Rostavann; Rundhaug; Fjellfröskvann; Sogn og Fjordane: Solvor. **Schweden:** Ångermanland: Hörnsjö; Västerbotten: Kusfors; Gästrikland: Dalälven; Färnebo; Hedesunda; Grösinka; Östergötland: Kisa, Omberg; Holaveden. **Finnland:** Lapponia inarensis: See Inari; Lapponia kemensis: Pallasj; Kuusamo: Juuma; Salla; Ostrobothnia bor.: Rovaniemi, Pisa; Ostrobothnia med.: Vetil; Tavastia bor.: Karstula; Saarijärvi; Tavastia austr.: Järmsä; Jockis; Hattula; Satakunta: Karkku; Regio aboënsis: Lojo; Karislojo; Pargas; Savonia austr.: Ristiina; Nylandia: Korso; Helsing; Karelia austr.: Räisälä. **Deutschland:** Niedersachsen: Ruthe; Bayern: München; Grünwald. **Frankreich:** Basses Pyrénées: Istaurdy; „Gallia“. **Polen:** Warszawa: Morysinek; Katowice: Równica; Cieszyn; Kraków: Rytro, Radziejowa; Kraków; Czarna Góra; Nowy Sacz; Pieniny; Rzeszów: Bircza; Przemyśl; „Wierch Slask“; „Magura“; „Lipowiec“. **Tschechoslowakei:** Böhmen: Český Les; Mähren: Podhrady; Beskydy, „Silesia“; Slowakei: Bratislava; Trenčín, Selec; Inovec; Bánska Bystrica; Hronská Breznica; Lubochňa; Zvolen; Remata; Murán; Košice; Pieniny; Michalovce; Medzilaborce; Nová Sedlica. **Schweiz:** Valais: Châteauneuf bei Sion. **Österreich:** Tirol: Risstal; Umg. Reutte; Osttirol: Lavant bei Lienz; Niederösterreich: Wienerwald, Rekawinkel; Wien; Lainzer Tiergarten bei Wien; Burgenland: Zurndorf; Steiermark: Hochschwab; Kärnten: Wildenstein; Waidisch; Loiblthal; Koschuta; „Karawanken“. **Ungarn:** Budai hegys; Királyháza, Börzsöny-Gebirge; Bükk hegys; Nagyvisnyó; Tolna; Sator hegys; Istvánkut; Fenyőháza; Pécs; Velencei hegys; Nadap, Antónia-hegy. **Italien:** Venezia: Fusina; Arezzo: Alpe de la Luna; Lazio: Oriolo romano; Calabria: Mte Pollino. **Jugo-**

slawien: Slowenien: Bohinjska Bistrica; Raduha; Kočevje; Pohorie; Kroatien: Labudovac; Lokve; Brod; Begovača; Kapela; Bosnien: Majeveca planina; Nevesinje; Bjelašnica planina; Maklen-Pass; Ivan; Ivan Sljem; Pannovač; Sarajevo; Čemerno; Pazarić, Krupa Tal; Travnik; Stavnja; Dalmatien: Paklenica; Makedonien: Šar planina. **Rumänien:** Maramureş: „Marmarosch“; Borşa; Bihor: Stîna de Vale (=Biharfűred); Biharia; Baita (=Rézbánya); Caraş-Severin: Mehadia; Baile Herculane; „Banat“; Sibiu: Streza-Cîrtişoara; Sibiu; Hunedoara: Muntele Retezat; Brasov: Brasov; Prahova: Sinaia; Azuga; Constanta: Cocoşu (=Kl. Kokos); Harghita: Ciuc-Gebirge (=Csik); „Rachova“.

Bulgarien: Rila. **Albanien:** Qukes. **Griechenland:** Athos. **UdSSR:** Lappland: Pechenga; Kareljen: Perguba; Petrosawodsk; Gumbaritza; Valamo; Kirjavalaks; Isthmus karelicus: Sakkola; Galizino; Weissrussland: Witebsk; Litauen: Ukraine: Bolechow; Domkino bei See Wrewo; Uzhok; Swidowce; „Gyertyunliget“; Moskau: Bobrowo; Gorkij: Gorbатовsk. u., Woltschicha; Tatar. ASSR: Kama Mündung an der Wolga; Nordkaukasus, Karatschajewo-Tscherkesskaja AO: Teberda.

Scaphisoma subalpinum ussuricum Pic, stat. n.

Scaphosoma ussuricum PIC, 1921, Échange, 37: 1. Typus: Ussuri mer. (? Mus. Praha). Lit.: LÖBL, 1967a: 107.

Der Typus soll in der Jureček Sammlung in Mus. Praha aufbewahrt sein. Trotz wiederholte Bemühungen konnte er weder dort noch in der Sammlung Pic in Paris gefunden werden. Die Originalbeschreibung erwähnt nur drei Merkmale welche für die Deutung dieses Taxons wichtig sind: „élytres à ponctuation pas plus forte que celle du prothorax“, „stria suturalis ad basis longae prolongata“ und „Long. 2,5 mill.“ Mit diesen Merkmalen stimmt von den aus Ussuri-Gebiet bekannten Scaphidiiden nur eine Unterart von *subalpinum* fast völlig (ein wenig kleiner) überein. Sie wird von mir für *ussuricum* gehalten, in meiner früheren Arbeit wurde sie allerdings für eine selbständige, dem *subalpinum* sehr nahe stehende, Art gehalten.

Länge 2,1—2,35 mm. Weicht vom *subalpinum* s. str. durch die feinere Punktierung der Flügeldecken, die nicht gröber als jene des Halsschildes ist, durch die leichter erhabene Flügeldeckennaht, durch feinere bis kaum deutliche Mikroskulptur des Metasternums, durch das kürzere 4. Fühlerglied, welches nur 1,1—1,3 mal länger als das 3. Glied ist und durch die Form des Innensackes des kleineren, 0,56—0,60 mm langen Aedoeagus (Abb. 35).

Verbreitung: UdSSR: Fernostasien.

Untersuchtes Material: Wladiwostok Rayon, 3 Ex. (Tscherskij); Amur, 1 Ex.; Odarkowskij sawod, Spasskoe, 2 Ex. (Tscherskij); Jewsejewka Iman., 1 Ex. (Schtschingarew); Jakowlewka Spas., 1 Ex. (Filipjew); Sedanka, 1 Ex. (Berger); Winogradowka, 3 Ex. (Kiritschenko).

Scaphisoma janczyki Löbl

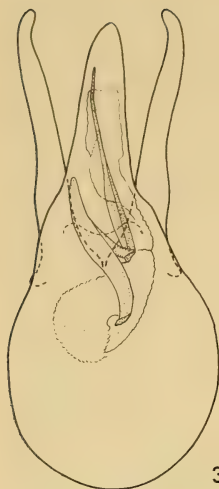
Scaphosoma janczyki LÖBL, 1965, Ent. Bl., 61: 52. Holotypus ♂: Japan, Tokyo (Mus. Paris).

Scaphosoma ignotum LÖBL, 1965, Ent. Bl., 61: 53. Holotypus ♂: Japan, Tokyo (Mus. Paris) — **syn. n.**

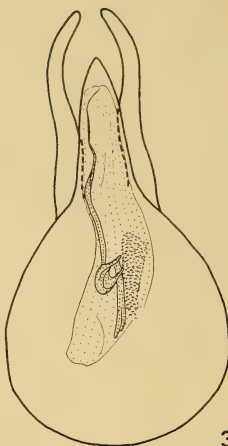
Die Aedoeagen der Typen von *janczyki* und von *ignotum* sind ein wenig deformiert, was zu der Beschreibung des synonymen *ignotum* führte.

Länge 2,1 mm. Fühler mässig lang, ab dem 6. Glied abgeplattet; 4. Glied relativ breit und ziemlich kurz, etwa 1,7 mal länger als das 3.; 5. Glied breiter als das 4. und etwas kürzer bis so lang wie das 3. und 4. zusammen; 6. Glied viel grösser als das 5., etwas mehr als doppelt so lang wie das 4.; 8. Glied ein wenig kürzer bis so lang wie das 6. Glied, 2,5 mal länger als breit; 11. Glied ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild mässig dicht, relativ grob, bei $\times 10$ Vergrössung deutlich sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken an der Basis so fein wie der Halsschild, sonst ein wenig gröber und spärlicher als dort punktiert; Apikalrand gerade; apikaler Innenwinkel liegt vor dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, vor dem äusseren Viertel der Basalbreite der Flügeldecken endend. Pygidium mit punktueller Mikroskulptur versehen und fein punktiert. Metasternum im distalen Teil des medialen Drittels grob und sehr dicht punktiert, die einzelne Punkte sind dort oft grösser als die Entfernungen zwischen ihnen, sonst, besonders an den Seiten, sehr fein und sehr spärlich punktiert. Das 1. freiliegende Sternit im medialen Teil mit kaum wahrnehmbarer punktueller Mikroskulptur versehen und dicht und grob punktiert, die Punkte sind dort grösser als jene zwischen den Hinterhüften und oft grösser als die Entfernungen zwischen ihnen; die Seiten des Sternits viel spärlicher und auch merklich feiner, jedoch noch deutlich gröber als die Seiten des Metasternums punktiert; postcoxale Flächen schmal.

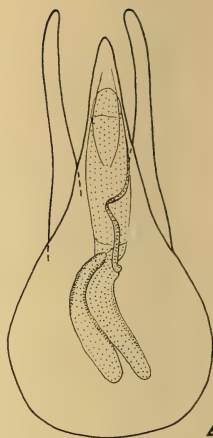
Aedoeagus (Abb. 36 und 37) ziemlich stark sklerotisiert, 0,59–0,70 mm lang. Basalkapsel etwa so lang wie die Parameren, ihre Distalwand niedrig und schräg. Distalteil des medianen Lobus lang, allmählich gegen die Spitze zu verjüngt, kaum ventralwärts gebogen, Oberseite schwach sklerotisiert, Ventralwand etwas konkav, nur am Ende stärker ventralwärts gebogen. Parameren leicht schräg gerichtet, bei Lateralansicht hinter dem basalen Drittel verjüngt, sonst, abgesehen von der Basis, gleichmässig breit; bei Dorsalansicht am breitesten im basalen Drittel, dahinter an der Aussenseite verjüngt und bis gegen das schlankere und nach innen gebogene Endteil zu ziemlich gleichmässig breit. Innensack mit langem Flagellum, das vom proximalen Ende distalwärts schräg nach rechts verläuft, plötzlich proximalwärts und nach links umdieht und nach einer kurzen Distanz wieder distalwärts gebogen ist und erst im distalen Teil stark verjüngt ist.



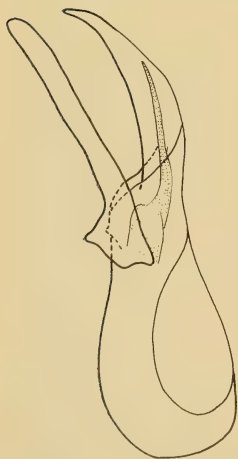
36



38



40



37



39



41

ABB. 36 bis 41. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

36. *janczyki* Löbl, Japan: Umg. von Tokyo und der Nikko-Alpen, Dorsalansicht. — 37. id. Lateralansicht. — 38. *balcanicum* Tamanini, Slowakei: Trenčín, Dorsalansicht. — 39. id. Lateralansicht. — 40. *kashmirensis* Achard, Himalaja: Kulu, Dorsalansicht. — 40. id. Lateralansicht.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Honshu: Umg. von Tokyo und der Nikko-Alpen, 5 Ex. (Harmand).

Scaphisoma balcanicum Tamanini

Scaphosoma balcanicum TAMANINI, 1954, Boll. Soc. ent. Ital., 84: 85. Holotypus ♂: Albanien, Miloti (coll. Tamanini, Rovereto).

Lit.: LÖBL, 1964a: 3. — LÖBL, 1964b: 71. — PALM, 1966: 43.

Länge 1,9—2,3 mm. Fühler lang, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied lang und schlank, etwa doppelt so lang wie das 3.; 5. Glied ein wenig grösser als das 4.; 6. Glied merklich grösser, 1,3—1,4 mal länger als das 5.; 8. Glied etwa so lang wie das 5. und 2,5—2,7 mal länger als breit; 11. Glied ein wenig grösser als das vorhergehende. Halsschild dicht, bei $\times 20$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Scutellum bis auf seine Spitze vom Halsschildlappen überdeckt. Flügeldecken viel gröber als der Halsschild, jedoch, besonders an den Seiten, relativ fein punktiert; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Naht leicht erhaben, nur vorne flach; Nahtpunktreihe sehr dicht, fast regelmässig; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken bis zum äusseren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken, von dort werden sie feiner, nähern sich dem Basalrand und löschen vor dem äusseren Fünftel der Basalbreite aus. Pygidium fein punktiert und mit punktueller Mikroskulptur versehen. Metasternum fast regelmässig ziemlich dicht, an den Seiten etwa so grob, sonst deutlich gröber als der Halsschild punktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, ähnlich wie der mittlere Teil des Metasternums punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 38 und 39) stark sklerotisiert, 0,80—0,91 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre Distalwand niedrig und schräg. Distalteil des medianen Lobus lang, allmählich gegen die Spitze zu verjüngt, leicht schräg ventralwärts gerichtet, Dorsalseite leicht sklerotisiert, Ventralwand gegen das distale Drittel zu ein wenig konkav, dahinter fast gerade, Spitze liegt im Niveau der Parameren. Parameren kaum schräg gerichtet, bei Lateralansicht gewellt, in der basalen Hälfte abgesehen von der Basis gleichmässig breit, Distalhälfte gegen das Ende zu allmählich verjüngt; bei Dorsalansicht am breitesten in der basalen Hälfte, die distale Hälfte gebogen und gleichmässig schlank. Innensack mit einem länglichen, links und dorsalwärts gelegenen, stärker sklerotisierten Follikel versehen und mit langem Flagellum, das im basalen Teil einen komplizierten Knoten bildet.

Verbreitung: Südkandinavien, Mitteleuropa, Frankreich, Italien, Balkan, über Osteuropa südlich bis zum Kaukasus und Türkei, östlich bis Tadshikistan.

Untersuchtes Material: **Schweden:** Gästrikland: Ö. Färnebo, 1 Ex. (Palm); Östergötland: Kisa, 1 Ex. (Palm). **Finnland:** Regio aboënsis: Lojo, 4 Ex. (Lindberg); Nylandia: Thusby, 1 Ex. **Holland:** Winterswijk, 17 Ex. (Brakman). **Deutschland:** Niedersachsen: Oldenburg, Hundlosen, 1 Ex.; Ruthe, 1 Ex.; Nordrhein-Westfalen: Neuhaus bei Paderborn, 5 Ex. (Liebmann); Senne, 5 Ex. (Liebmann); Münster, 1 Ex. (Perrot); Hessen: Sababurg, Reinhardwald, 1 Ex.; Umg. Kassel, Nieste, 1 Ex. (Ochs); Ortenberg, 1 Ex. (Scriba); Hofgeismar, 1 Ex. (Folwaczny); Baden: Wimpfen, 2 Ex. (Scriba); Mittel Franken: Lichtenau, 1 Ex. (Zilch); Heilbronn, 3 Ex.; „Germania“, 1 Ex. (Reitter). **Frankreich:** Landes: Azur, 2 Ex. (Besuchet). **Polen:** Opole: Nysa, 14 Ex.; Kraków: Kraków, 1 Ex. (Rybinski); Chrzanów, Chelmek, 1 Ex. (Stobiecki); Chrzanów, Lipowice, 1 Ex. (Stobiecki); „Slask“ (=Schlesien), 1 Ex. (Kotula); „Silesia“ (? Polen oder Tschechoslowakei), 2 Ex.; Rzeszów: Przemyśl, 6 Ex. (Kotula, Trella). **Tschechoslowakei:** Mähren: Lisá Hora, 1 Ex. (Wanka); „Morava“ 1 Ex.; Slowakei: Trenčín, 3 Ex. (Kočí); Modra, 1 Ex. (Laco); Rožňava, 1 Ex. (Moczarski); Košice, 1 Ex. (Machulka); Vihorlat, 1 Ex. (Havelka). **Österreich:** Niederösterreich: Wienerwald, Rekawinkel, 1 Ex. (Skalitzky); Wien, 1 Ex.; Steiermark: Sassbachtal bei Rakitsch, 1 Ex. (Franz); „Steiermark“ 1 Ex. und „Styria“ 2 Ex. **Ungarn:** Rácalmás, 1 Ex. (Lichtneckert); Gerence, 1 Ex. (Lency); Pécs, 2 Ex. (Kaufmann); „Ungarn“, 1 Ex. und „Hungaria“, 2 Ex. **Italien:** Emilia, 1 Ex. (Fiori). **Jugoslawien:** Slowenien: Barda, 1 Ex. (Kaufmann); „Slavonia“, 1 Ex.; Kroatien: Kočevje, 1 Ex.; Sisak, 1 Ex. (Wanka); Bosnien: Ivan, 1 Ex.; Ivan Sljem, 1 Ex. (Apfelbeck); Ilidže, 1 Ex. (Apfelbeck); Vrhovi, 1 Ex.; Sarajevo, 8 Ex.; Banjaluka, 2 Ex. (Apfelbeck); Foča-Čeleb., 1 Ex. (Apfelbeck). **Rumänien:** Maramureş: „Marmarosch“, 2 Ex. (Frivaldszky & Pavel); Bihor: Sighiştel (=Szegystel), 1 Ex. (Bokor); Baita (=Rézbánya), 1 Ex. (Breit); Caraş-Severin: Baile Herculane, 1 Ex. (Breit); Sibiu: Sibiu, 1 Ex. (Skalitzky). **Türkei:** Gök Dag, 1 Ex. (Bodemeyer); Eski Chehir, 1 Ex. (Bodemeyer). **UdSSR:** Nordrussland, Luzhskaja Wozw.: Gdow, Remda, 1 Ex.; Ukraine: Zalestschyky, Dereniowka, 1 Ex.; Zolotschew, 1 Ex. (Rybinski); Zmijew, 1 Ex. (Arnoldi); Armenien: Idzhewan, Kiranu, 1 Ex. (Khnzorian); „Kaukasus“, 1 Ex. (Leder); Tadshikistan: Odzilikul, 1 Ex. (Khnzorian).

Scaphisoma kashmirens Achard

Scaphosoma kashmirens ACHARD, 1920, Bull. Soc. ent. Fr.: 240. Holotypus ♂: Kaschmir (! Mus. Paris).

Länge 2,1 mm. Fühler ziemlich lang, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied 1,5—1,7 mal länger als das 3.; 5. Glied merklich breiter und etwa so lang wie das 3. und 4. zusammen; 6. Glied deutlich grösser; 7. Glied etwa um ein Viertel länger als das 6.; 8. Glied kaum kürzer als das 6., etwa 2,3—2,5 mal länger als breit; 11. Glied ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild dicht und

relativ grob, bei $\times 10$ Vergrössung deutlich sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken in der proximalen Hälfte spärlich und fein, feiner als der Halsschild, gegen dem Apex zu dichter und gröber punktiert; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach; Nahtpunktreihe mässig dicht, regelmässig; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen und verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, hinter der Mitte der Basalbreite der Flügeldecken nähern sie sich noch ein wenig dem Basalrand, von dort gehen sie weiter bis an die Seiten, wo sie mit den Seitenstreifen verbunden sind. Pygidium ohne Mikroskulptur, spärlich und feiner als die Flügeldecken punktiert. Metasternum am gewölbten medialen Teil, besonders zwischen den Hinterhüften grob und ziemlich dicht, gröber als der Halsschild, punktiert, sonst ist die Punktierung sehr fein und sehr spärlich. Das 1. freiliegende Sternit an den Seiten ohne Mikroskulptur und wie die Seiten des Metasternums punktiert, im medialen Drittel mit äusserst feiner punktueller Mikroskulptur versehen und dichter und gröber punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 40 und 41) mässig stark sklerotisiert, 0,60 mm lang. Basalkapsel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand mässig kurz und schräg. Distalteil des medianen Lobus lang, allmählich gegen die Spitze zu verjüngt, stark schräg ventralwärts gerichtet, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand leicht gewellt, in der basalen Hälfte konvex, hinten konkav, Spitze liegt unter dem Niveau der Parameren. Parameren schlank, schräg ventralwärts gerichtet, bei Lateralansicht ausser der Basis überall etwa gleich breit; bei Dorsalansicht vor der Mitte verjüngt, die Distalhälfte gleichmässig schlank und leicht gebogen. Innensack an der Basis gespalten, im Niveau der Basis des sehr schlanken Flagellums verjüngt.

Verbreitung: Kaschmir, West Himalaja.

Untersuchtes Material: Kaschmir, 1 Ex.; Kulu, 2 Ex.

Scaphisoma castaneipenne Reitter

Scaphisoma castaneipenne REITTER, 1877, Dtsch. ent. Z., 21: 370. Lectotypus ♂: Japan (! Mus. Paris).

Lit.: MIWA & MITONO, 1943: 541. — NAKANE, 1955: 56. — LÖBL, 1965a: 44.

Länge 2,1—2,35 mm. Färbung dunkel bis rötlichbraun. Fühler lang, ab dem 7. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied schlank, etwa doppelt so lang wie das 3.; 5. Glied schlank, ein wenig breiter als das 4. und etwa so lang wie das 3. und 4. zusammen; 6. Glied auffallend lang, etwa so lang wie das 4. und 5. zusammen und nur ein wenig kürzer als das grosse 7.; 8. Glied schlank, ein wenig kürzer bis so lang wie das 6. und viermal länger als breit; 11. Glied nur ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild mässig dicht und relativ grob, bei $\times 10$ Vergrössung

gut sichtbar punktiert. Distalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken dicht und verhältnismässig fein bis mässig grob, immer viel gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt etwas hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, in dessen unmittelbarer Nähe, löschen im äusseren Viertel der Basalbreite der Flügeldecken aus. Pygidium ohne Mikroskulptur, an der Basis mässig dicht und fein punktiert, apikalwärts wird die Punktierung allmählich feiner und spärlicher. Metasternum nur in der distalen Hälfte des medialen Drittels dicht und grob punktiert, dort, besonders in den Eindrücken zwischen den Hinterhüften, liegen die Punkte oft knapp aneinander, sonst ist die Punktierung sehr fein und sehr spärlich. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, im medialen Teil ähnlich grob jedoch spärlicher als das Metasternum zwischen den Hinterhüften punktiert, an den Seiten wie die Seiten des Metasternums sehr fein und sehr spärlich punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 42 und 43) stark sklerotisiert, 0,74—0,82 mm lang. Basalkapsel etwa so lang wie die Parameren, ihre Distalwand sehr schräg, ohne deutliche Abgrenzung in die Ventralwand des distalen Teiles des medianen Lobus übergehend. Distalteil des medialen Lobus an der Basis sehr breit, die Parameren überdeckend, distalwärts allmählich verjüngt, stark ventralwärts gebogen, Oberseite schwach sklerotisiert, Ventralwand im basalen Teil leicht gewölbt, sonst konkav, Spitze liegt im Niveau der Parameren. Parameren schlank, schräg ventralwärts gerichtet, bei Lateralansicht etwas gewellt, im basalen Drittel etwas breiter als im mittleren, am Ende kaum verjüngt; bei Dorsalansicht gegen das distale Drittel zu leicht verjüngt, dahinter gleichmässig schlank. Innensack stark sklerotisiert, im basalen Teil nach oben umgebogen, aus zwei parallelen, dicht aneinander verlaufenden Tuben zusammengesetzt. Flagellum sehr schlank, einfach, mit dem distalen Teil des rechten Tubus verbunden.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Kiushu: Iwase: Onabe, 1 Ex.; Nagasaki, 1 Ex.; Honshu: Kyoto, 1 Ex.; Nagano: Kumanotaira bei Karuizawa, 1 Ex.; „Japan“ 4 Ex. (Hilgendorf), 2 Ex. (Dönitz) und 16 Ex. ohne andere Angaben.

Scaphisoma galloisi Achard

Scaphosoma galloisi ACHARD, 1923, Fragm. ent. Prague: 114. Holotypus ♂: Japan, Chuzenji (! Mus. Praha).

Scaphosoma harmandi ACHARD, 1923, Fragm. ent. Prague: 114. Holotypus ♀: Japan, Tokyo (! Mus. Praha) — **syn. n.**

Lit.: MIWA & MITONO, 1943: 543. — NAKANE, 1955: 56.

Länge 2,35—2,5 mm. Fühler lang, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; 4. und 5. Glied relativ kurz, schlank, das 4. Glied 1,5 mal länger, das 5. fast doppelt

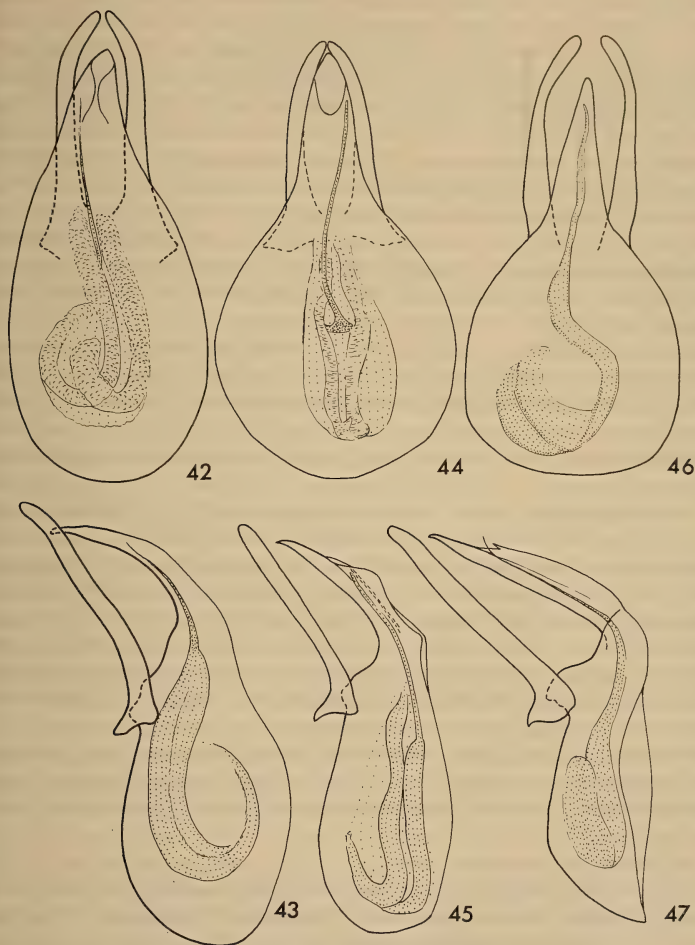


ABB. 42 bis 47. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

42. *castaneipenne* Reitt., Japan, Dorsalansicht. — 43. id. Lateralansicht. — 44. *galloisi* Achard, Japan: Hiraka-machi, Dorsalansicht. — 45. id. Lateralansicht. — 46. *obenbergeri* Löbl, Polen: Zloczów, Dorsalansicht. — 47. id. Lateralansicht.

so lang wie das 3.; 6. Glied auffallend gross, etwa so lang wie das 4. und 5. zusammen; 7. Glied deutlich länger als das 6.; 8. Glied etwas kürzer als das 6. Glied, 3,5 mal länger als breit; 11. Glied 1,25—1,4 mal länger als das vorhergehende. Halsschild dicht und grob, bei $\times 10$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken spärlicher und ein wenig gröber bis nur so grob wie der Halsschild punktiert; Apikalrand abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt ein wenig hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen und verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, enden vor dem äusseren Fünftel der Basalbreite der Flügeldecken, knapp am Basalrand. Pygidium mit punktueller Mikroskulptur versehen, an der Basis relativ grob und ziemlich spärlich, viel feiner jedoch als der Halsschild punktiert, distalwärts wird die Punktierung succesiv feiner. Metasternum zwischen den Hinterhüften und zwischen den Mittel- und Hinterhüften grob und dicht, an den Seiten viel feiner und spärlicher punktiert, in der Mitte und zwischen den Mittelhüften glatt. Das 1. freiliegende Sternit mit punktueller Mikroskulptur versehen, die gegen die Seiten zu erlöscht; im medialen Drittel ähnlich grob wie das Metasternum zwischen den Hinterhüften, an den Seiten ähnlich fein und spärlich wie die Seiten des Metasternums punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 44 und 45) stark sklerotisiert, 0,85—0,94 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre Distalwand niedrig, mit einer winziger Beule über dem basalen Tuberkel. Distalteil des medianen Lobus an der Basis sehr breit, jedoch schlanker als bei *castaneipenne*, stark schräg ventralwärts gerichtet, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand gerade, nur die Spitze, die über dem Niveau der Parameren liegt, plötzlich gebogen. Parameren schlank, schräg gerichtet, bei Lateralansicht fast geradlinig und ziemlich gleichmässig breit; bei Dorsalansicht gegen der Mitte zu allmählich leicht verjüngt, die Distalhälfte leicht nach innen gebogen. Innensack ähnlich jenem von *castaneipenne*, dick, membranös, mit zwei parallel verlaufenden Tuben, die an der Basis verbunden und ventralwärts umgebogen sind, Flagellum sehr lang und schlank, seine Basis erweitert, quer, etwas hinter der Mitte des Innensackes mit beiden Tuben verbunden.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Honshu: Aomori: Yunomata bei Mt. Osore, 1 Ex.; Towada, Hiraka-machi, 27 Ex. (Shimoyama); Kobokutai, 1 Ex. (Shimoyama); Nurukawa, 6 Ex. (Shimoyama); Idozawa, 5 Ex. (Shimoyama); Ohanja, 2 Ex.; Tokushima: Mt. Tsurugi-san, 3 Ex. (Chûjô); Tottori: Mt. Daisen, 5 Ex. (Chûjô); Chûzenji, 11 Ex. (Gallois); „Route de Chûzenji à Yomoto“, 2 Ex. (Gallois); „env. de Tokio et Alpes de Nikko“, 5 Ex. (Harmand); Gumma: Marunuma, 1 Ex.; Mie: Hirakura, 1 Ex.; Ichishi-gen, Yahata-mura, 1 Ex.; Yamanashi: Shôji, 1 Ex. (Hisamatsu); Nagano ken: Kamikôchi, 1 Ex.

Scaphisoma obenbergeri Löbl

Scaphosoma obenbergeri LÖBL, 1963, Reichenbachia, 1: 273. Holotypus ♂: Ost-Karpaten (Mus. Praha).

Lit.: LÖBL, 1964a: 2. — LÖBL, 1964b: 71. — KOFLER, 1968: 40. — TAMANINI, 1969b: 364.

Länge 2,05—2,25 mm. Fühler lang, ab dem 5. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied 1,4—1,6 mal länger als das 3. und relativ breit; 5. Glied deutlich breiter, ein wenig kürzer bis etwa so lang wie das 3. und 4. zusammen; 6. Glied etwa um ein Drittel länger als das 5.; 8. Glied relativ gross, 2,2—2,3 mal länger als breit; 11. Glied auffallend lang, bis um ein Drittel länger als das vorhergehende. Halschild ziemlich grob und dicht, bei $\times 10$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Scutellum zum Teil freiliegend. Flügeldecken vorne an den Seiten feiner, ähnlich wie der Halsschild, sonst merklich gröber punktiert; Apikalrand fast gerade; apikaler Innenwinkel liegt im oder etwas vor dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, sonst leicht erhaben; Nahtpunktreihe spärlich; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen fast parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, vor dem äusseren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken werden sie feiner und nähern sich dem Basalrand, enden vor dem äusseren Viertel der Basalbreite. Pygidium mit punktueller Mikroskulptur versehen, Punktierung an der Basis ziemlich fein und dicht, distalwärts successiv feiner und spärlicher werdend. Metasternum etwa so grob bis deutlich gröber als die Flügeldecken punktiert, die Punktierung zwischen den Hinterhüften sehr dicht, sonst, besonders vorne und an den Seiten spärlicher. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, in medialen Drittel ähnlich wie der mittlere Teil des Metasternums, gegen die Seiten zu spärlicher und feiner punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 46 und 47) stark sklerotisiert, 0,95—1,07 mm lang. Basalkapsel etwa so lang wie die Parameren, ihre Distalwand relativ hoch, stumpfwinkelig gebogen. Distalteil des medianen Lobus mässig breit, allmählich distalwärts verjüngt, sehr stark schräg bis senkrecht ventralwärts gerichtet, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand gerade, nur vor der Spitze, die über oder im Niveau der Parameren liegt, konkav ausgerandet. Parameren ebenfalls stark schräg bis senkrecht gerichtet, bei Lateralansicht fast gerade, gleichmässig breit, nur am Unterrand vor dem Ende leicht konkav, dort verjüngt; bei Dorsalansicht distalwärts des basalen Viertel gegen das distale Viertel zu verjüngt, dahinter erweitert. Innensack stark sklerotisiert, an der Basis einen Bogen bildend, distalwärts in ein schlankes und langes Flagellum übergehend.

Verbreitung: Mittel und Osteuropa, Balkan, Kaukasus.

Untersuchtes Material: **Deutschland**: Baden: Wimfen, 2 Ex. (Scriba); Mittel Franken: Heilbronn, 3 Ex. **Polen**: Kraków: Orawa, 1 Ex.; Bircza, 1 Ex. (Kotula); Katowice: Równica, 1 Ex. **Tschechoslowakei**: Slowakei: Levice, 1 Ex.

(Hajný). **Österreich:** Nordtirol: Jungholz, 1 Ex. (Ammann); Forchach im Lechtal, 1 Ex. (Kofler); Steiermark: Ingerintal, 1 Ex. (Franz); Kärnten: Waidisch, 3 Ex. (Palm). **Ungarn:** Budapest, 3 Ex.; Budapest, Dobogókő, 1 Ex. (Diener); Szegi, 1 Ex. (Kaszab); Esztergom, 1 Ex. (Bokor); Szekszárd, 1 Ex. (Lichtneckert); Velencei hegys, Nadap Meleg hegy, 1 Ex. (Kaszab). **Rumänien:** Bihor: Biharia, 1 Ex. (Formánek); Constanta: Cocoşu (= Kl. Kokos), 1 Ex. (Breit). **Jugoslawien:** Bosnien: Nevesinje, 3 Ex. (Zoufal); Nevesinje, 1 Ex.; Dervent, 1 Ex. (Hilf); Travnik, 1 Ex. **Bulgarien:** Rila, 2 Ex. (Lindberg); Nessebar, 4 Ex. (Palm); Zeitinburun, 1 Ex. (Purkyně). **UdSSR:** Ukraine: Zolotschew, 1 Ex. (Rybinski); Brzuchowice, 1 Ex.; „Cp. or.“ (= Ost-Karpaten), 1 Ex. (Worochtenski); Kamenec-Podolskij, 1 Ex. (Jakubowskij); Grusinien: Meschetskij Chrebet, westlich von Borzum „Meskisch Gebirge“, 1 Ex. (Leder).

Scaphisoma jelineki Löbl

Scaphosoma jelineki LÖBL, 1965, Ent. Bl., 61: 56. Holotypus ♂: Japan, Tokyo (Mus. Paris).

Länge 1,9 mm. Färbung dunkelbraun. Fühler mässig kurz, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied relativ breit und auffallend kurz, nur ein wenig länger als das 3.; 5. Glied merklich breiter als das 4. und 1,4 mal länger als das 3. und 4. zusammen; 6. Glied länger und viel breiter als das 5.; 7. Glied um ein Viertel breiter als das 6.; 8. Glied etwas kürzer als das 6. und 2,6 mal länger als breit; 11. Glied nur ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild dicht, bei $\times 10$ Vergrössung deutlich sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken mässig dicht und relativ fein, gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand gerade; apikaler Innenwinkel liegt im Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, sonst leicht erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, werden allmählich feiner und enden ausserhalb des mittleren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken. Pygidium mit punktueller Mikroskulptur versehen, sehr fein und spärlich punktiert. Punktierung des Metasternums zwischen den Mittel- und Hinterhüften und zwischen den Hinterhüften grob und sehr dicht, die Punkte sind dort so gross bis grösser als die Entfernungen zwischen ihnen, im vorderen und mittleren Teil sowie gegen die Seiten zu viel feiner und spärlicher. Das 1. freiliegende Sternit mit punktueller Mikroskulptur, die gegen die Seiten zu erlöscht, versehen; Punktierung im medialen Drittel grob und dicht, ähnlich jener des Metasternums zwischen den Hinterhüften, gegen die Seiten zu spärlicher und feiner; postcoxale Flächen schmal.

Aedocagus (Abb. 48 und 49) stark sklerotisiert, 0,58 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre Distalwand stark gewölbt. Distalteil des medianen Lobus breit, allmählich gegen die Spitze zu verjüngt, schräg ventralwärts gerichtet,

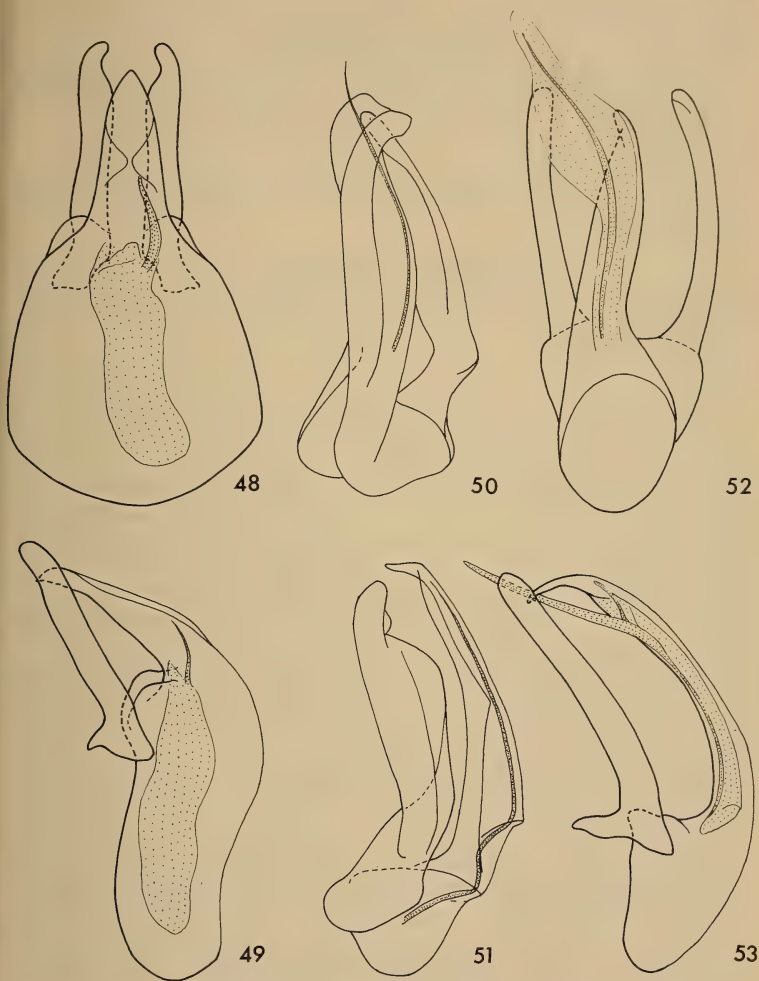


ABB. 48 bis 53. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

48. *jelineki* Löbl, Japan: Umg. von Tokyo und der Nikko-Alpen, Dorsalansicht. — 49. id. Lateralansicht. — 50. *unicolor* Achard, Japan: Mt. Fukuchi, Dorsalansicht. — 51. id. Lateralansicht. — 52. *tamaninii* Löbl, Japan: Mt. Hikosan, Innensack ausgestülpt, Dorsalansicht. 53. *tamaninii* Löbl, UdSSR: Sedanka, Flagellum herausragend, Lateralansicht.

Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand gegen das distale Drittel zu gerade, dahinter stärker gebogen, Spitze liegt im Niveau des Unterrandes der Parameren. Parameren breit, schräg gerichtet, bei Lateralansicht hinter der Basis verjüngt, vor dem Ende ist der Unterrand etwas konkav und verjüngt; bei Dorsalansicht die Innenseite am Ende stark ausgerandet. Innensack dick, mit kurzem, aus der linken Seite des Endteiles ausragenden, leicht gebogenen Flagellum.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Honshu: „Env. de Tokio et Alpes de Nikko“, 1 Ex. (Harmand).

Scaphisoma unicolor Achard

Scaphosoma unicolor ACHARD, 1923, Fragm. ent. Prague: 113. Holotypus ♀: Japan, Kyoto (! Mus. Praha).

Lit.: MIWA & MITONO, 1943: 542. — NAKANE, 1955: 56.

Länge 1,65—1,7 mm. Färbung dunkelbraun. Fühler mässig lang, ab dem 7. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied schlank, 2—2,4 mal länger als das 3.; 5. Glied breiter als das 4. und etwas länger als das 3. und 4. zusammen; 6. Glied breiter und länger als das 5.; 8. Glied schlank, kürzer bis ebenso lang wie das 5., dreimal länger als breit; 11. Glied nur ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild fein und ziemlich spärlich, bei $\times 20$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken fein und mässig dicht, vorne kaum, sonst deutlich gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt ein wenig hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegen vorne flach, sonst leicht erhoben; Nahtstreifen fein, biegen vorne nach aussen, werden sehr seicht, verlaufen in einem Bogen neben dem Halsschildlappen gegen das Basalrand der Flügeldecken zu, noch im inneren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken endend. Pygidium mit kaum wahrnehmbarer Mikroskulptur versehen und sehr fein punktiert. Metasternum sehr spärlich und sehr fein punktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur und ähnlich wie das Metasternum sehr fein und sehr spärlich punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedocagus (Abb. 50 und 51) sehr schwach sklerotisiert, 0,32—0,35 mm lang. Basalkapsel sehr klein, viel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand hoch, fast senkrecht. Distalteil des medianen Lobus lang, an der linken Seite asymmetrisch erweitert und abgeplattet, am Ende nach links und ventralwärts gebogen, bei Dorsalansicht stumpf endend, bei Lateralansicht am Ende verjüngt. Parameren asymmetrisch, sehr breit, folienförmig, am Ende verjüngt und umgebogen. Innensack mit langen, sehr schlanken Flagellum.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Kiushu: Fukuoka: Mt. Fukuchi, 1 Ex. (Takahashi); Shikoku: Ehime: Omogo, 2 Ex. (Hisamatsu); Honshu: Kyoto, 3 Ex.

Scaphisoma tamaninii Löbl

Scaphosoma tamaninii LÖBL, 1965, Annot. zool. bot. Bratislava, 23:3. Holotypus ♂: Japan, Shōji (Mus. Budapest).

Länge 1,65—1,7 mm. Fühler ziemlich lang, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied schlank, 1,5—1,8 mal länger als das 3.; 5. Glied ein wenig grösser als das 4., kürzer als das 3. und 4. zusammen; 6. Glied merklich länger und breiter als das 5.; 8. Glied deutlich grösser als das 6., etwa 2,7 mal länger als breit; 11. Glied ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild fein und spärlich, bei $\times 20$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Spitze oder der ganze Distalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken vorne ebenso fein wie der Halsschild, sonst merklich gröber und dichter punktiert; Apikalrand fast gerade; apikaler Innenwinkel liegt kaum hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Naht nur in der distalen Hälfte etwas erhaben; Nahtstreifen mässig tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, werden allmählich feiner und löschen vor dem äusseren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken aus. Pygidium mit sehr dichter punktueller Mikroskulptur versehen, an der Basis deutlich, apikalwärts bis etwa die Mitte zu succesiv feiner punktiert, hinten Punktierung ausgelöscht. Metasternum sehr fein, feiner als der Halsschild und sehr spärlich punktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, ähnlich wie das Metasternum, nur im medialen Drittel etwas gröber punktiert; postcoxale Flächen sehr gross, reichen hinter die Mitte des Sternits.

Aedoeagus (Abb. 52 und 53) mässig stark sklerotisiert, 0,40—0,48 mm lang. Basalkapsel viel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand hoch, fast senkrecht, im oberen Teil abgerundet. Distalteil des medianen Lobus hinter der breiten Basis nach links gebogen, an der linken Seite stärker konvex als an der rechten; hinter der Mitte distalwärts verjüngt, das schlanke Ende nach rechts und ventralwärts gebogen, Spitze bei Dorsalansicht stumpf, bei Lateralansicht sehr dünn, liegt im Niveau der Parameren, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand bis gegen das distale Drittel zu leicht konkav, dahinter stark verjüngt und gebogen. Parameren breit, leicht schräg gerichtet, bei Lateralansicht, abgesehen von der Basis, fast gleichmässig breit, ab dem medialen Drittel etwa geradlinig, bei Dorsalansicht leicht gebogen und gleichmässig breit. Innensack membranös, mit sehr langem, schlanken und einfachen Flagellum.

Verbreitung: UdSSR: Fernostasien und Japan.

Untersuchtes Material: **UdSSR:** Ussuri-Gebiet: Sedanka, 1 Ex. (Rimskij-Korsakow) und 2 Ex. (Berger). **Japan:** Honshu: Yamanashi: Shōji, 1 Ex. (Hisamatsu); Hokkaido: Ishikari: Johzankei bei Sapporo, 1 Ex. (Nakane); Kiushu: Fukuoka: Mt. Hikosan, 1 Ex. (Miyatake).

Scaphisoma hadrops Löbl

Scaphosoma hadrops LÖBL, 1965, Ent. Bl., 61: 57. Holotypus ♂: Japan, Nemuro (Mus. Paris).

Länge 1,8 mm. Färbung dunkelbraun. Halsschild auffallend grob und sehr dicht punktiert, die einzelne Punkte sind oft grösser als die Entfernungen zwischen ihnen und sie sind bei $\times 10$ Vergrössung sehr deutlich sichtbar. Scutellum zum grössten Teil freiliegend. Flügeldecken spärlicher und besonders vorne feiner punktiert als der Halsschild; Apikalrand fast gerade; apikaler Innenwinkel liegt im Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne leicht, sonst deutlich dachförmig erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, enden im äusseren Viertel der Basalbreite der Flügeldecken. Pygidium runzelig mikroskulptiert, spärlich und sehr fein punktiert. Metasternum sehr fein und spärlich, nur zwischen den Hinterhüften dichter und etwas gröber punktiert. Das 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert, spärlich und ziemlich fein, jedoch deutlich gröber als das Metasternum punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 54 und 55) stark sklerotisiert, 0,58 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre Distalwand hoch und konkav. Distalteil des medianen Lobus gegen die Mitte zu stark verjüngt, dahinter fast parallelseitig, im distalen Teil gegen die Spitze zu wieder verjüngt, stark schräg ventralwärts gebogen, die Spitze liegt im Niveau des Unterrandes der Parameren, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand gegen das distale Drittel zu gerade, dahinter konkav, vor der Spitze etwas gewölbt, die eigene Spitze stärker gebogen. Parameren schlank, schräg gerichtet, bei Lateralansicht vor dem Ende etwas erweitert, sonst, abgesehen von der Basis, überall gleich breit; bei Dorsalansicht von der Basis gegen das mediale Drittel zu allmählich leicht verjüngt, dahinter etwa gleich breit, am Ende leicht nach innen gebogen. Innensack membranös, ohne Flagellum oder Armatur.

Die Fühler des einzigen bekannten Exemplar sind abgebrochen.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Hokkaido: Nemuro, 1 Ex.

Die Fundortangabe des Typus „Nemova“ ist offenbar unrichtig geschrieben und dürfte sich wahrscheinlich auf Nemuro beziehen.

Scaphisoma boreale Lundblad

Scaphosoma boreale LUNDBLAD, 1952, Ent. Tidskr., 73: 29. Holotypus ♂: Schweden, Fiby Urwald (! Mus. Stockholm).

Lit.: LÖBL, 1964a: 3. — LÖBL, 1964c: 49. — HANSEN, 1968: 234.

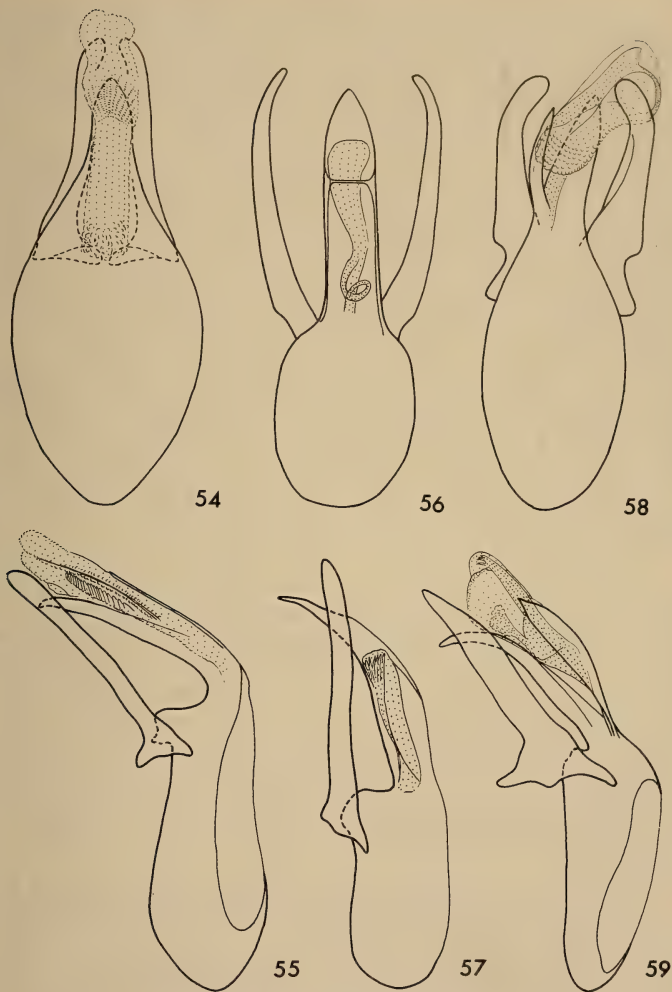


ABB. 54 bis 59. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

54. *hadrops* Löbl, Japan: Nemuro, Innensack zum Teil ausgestülpt, Dorsalansicht. — 55. id. Lateralansicht. — 56. *boreale* Lundblad, Italien: Sila Piccola, Dorsalansicht. — 57. id. Lateralansicht. — 58. *crassipes* Achard, Japan: Takinomata, Innensack ausgestülpt, Dorsalansicht. — 59. id. Lateralansicht.

Länge 1,7—2 mm. Fühler lang, ab dem 7. Glied deutlich abgeplattet; Glieder 4—6 von fast gleicher Länge, 2,2—2,4 mal länger als das 3. Glied, das 5. etwas, das 6. deutlicher breiter als das 4., seltener sind diese drei Glieder fast gleich breit; 7. Glied viel grösser, etwa um ein Viertel länger als das 6.; 8. Glied schlank, 2,6—2,8 mal länger als breit und etwa so lang wie das 6.; 11. Glied um ein Fünftel länger als das vorhergehende. Halsschild fein und spärlich, erst bei $\times 20$ Vergrössung deutlich sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken relativ fein, jedoch merklich gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand fast gerade; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend etwas erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, etwas hinter der Mitte der Basalbreite der Flügeldecken nähern sich dem Basalrand und löschen aus; Nahtpunktreihe spärlich. Pygidium ohne Mikroskulptur, sehr fein, feiner als der Halsschild punktiert. Punktierung des Metasternums zwischen den Hinterhüften sehr dicht und mässig fein, zwischen den Hinter- und Mittelhüften spärlicher und viel gröber, gröber als jene der Flügeldecken, zwischen den Mittelhüften und gegen die Seitenränder zu fein und spärlich. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, im medialen Drittel ähnlich grob aber spärlicher als das Metasternum zwischen den Hinterhüften, an den Seiten deutlich feiner und noch spärlicher punktiert; postcoxale Flächen sehr schmal.

Aedoeagus (Abb. 56 und 57) stark sklerotisiert, 0,69—0,75 mm lang. Basalkapsel viel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand niedrig und senkrecht. Distalteil des medianen Lobus schlank, bis gegen das apikale Fünftel zu parallelseitig, Apikalteil stark ventralwärts gebogen, die Spitze liegt unter dem Niveau der Parameren, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand in der basalen Hälfte etwas konvex, dahinter leicht konkav. Parameren schlank, gerade distalwärts oder leicht schräg gerichtet, bei Lateralansicht von der Basis gegen das mediale Drittel zu leicht verjüngt, dahinter gleichmässig breit und leicht gebogen; bei Dorsalansicht der Aussenrand hinter der Basis ausgerandet, dahinter distalwärts allmählich verjüngt und leicht gebogen. Innensack membranös, im basalen Teil schlank und einen Bogen bildend, sonst einfach, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: Skandinavien¹ (im Finnland noch nördlich des 66 Breitegrades), über Mitteleuropa bis Spanien und Süd-Italien, Balkan, Osteuropa und östlich bis Altai.

Untersuchtes Material: **Schweden:** Södermanland: Örnö, 1 Ex. (Skovgaard); Uppland: Fiby Urwald Vänge, 1 Ex. (Lundblad). **Finnland:** Ostrobottnia bor.: Rovaniemi, Pisa, 4 Ex. (Lindberg, Saris); Savonia bor.: Idensalmi, 1 Ex. (Platonoff); Satakunta: Yläne, 1 Ex. (Sahlberg); Tavastia austr.: Orivesi, 1 Ex.

¹ Aus Norwegen: Kongsvinger gemeldet von STRAND, 1969: 18.

(Sahlberg); Karelia ladogensis: Jaakima, 1 Ex. (Sahlberg); Parikkala, 2 Ex. (Hemdal); Regio aboënsis: Lojo, 1 Ex. (Lindberg); Karjalohja, 4 Ex. (Linnaniemi); Alandia: Jomala, 1 Ex. (Stockmann); Hammarland, 2 Ex. (Lindberg); Nylandia: Esbo, 1 Ex. (Poppus); Helsing, 14 Ex. (Stockmann, Lindberg). **Polen:** Bialystok: Puszcza Bialowieska, 1 Ex. (Burakowski). **Frankreich:** Seine et Marne: Fontainebleau, 2 Ex. (Perrot). **Spanien:** Logrono: Monasterio de Valvamer, 1 Ex. (Franz). **Tschechoslowakei:** Slowakei: Ivanka pri Dunaji, 1 Ex. (Kavan); Sklenné Teplice, 1 Ex. (Dudich). **Österreich:** Kärnten: Gailtal, 1 Ex. **Ungarn:** Bükk hegység, Nagyberc, 1 Ex. (Kaszab & Székessy); Sátor hegység, Ohuta, 1 Ex. (Kaszab & Endrödi). **Italien:** Lazio: Bassano Sutri, 3 Ex. (Luigioni); Calabria: Sila Piccola, Villagio, 3 Ex. (Binaghi); Monte Pollino, 1 Ex. (Brundin & Palm). **Jugoslawien:** Bosnien: Ivan, 1 Ex.; Sarajevo, 1 Ex. (Apfelbeck); Čelič, 1 Ex. **Rumänien:** Caraş-Severin: Baile Herculane, 4 Ex. (Mihok & Pavel); Harghita: Plaeşi (=Kászón), 1 Ex. (Székessy); Covasna: Turia (=Torjai-Szan), 1 Ex. (Balogh & Kalma). **Bulgarien:** Rila, 1 Ex. (Lindberg); Stara Planina, Trojanski Prochod, 1 Ex. (Löbl); Nessebar, 2 Ex. (Palm). **Albanien:** Mirdita, Munella, 1 Ex. **UdSSR:** Karelia: Valamo, 1 Ex. (Lindberg); Gumbartitza, 4 Ex. (Palmén); Gizhino, 1 Ex. (Platonoff); Karelia, 1 Ex. (Platonoff); Karhumäki, 1 Ex. (Karpelan); Wyborg, 1 Ex.; Lettland: Jelowka, 5 Ex. (Salchert); Ukraine: Rowno, 2 Ex. (Roubal); Krim, Zapovednik 3 Ex. (Khnzorian); Moskau: Bobrowo, Klin, 3 Ex. (Smirnow); Altai: Kuznezsk, 1 Ex. (Gassner).

Scaphisoma crassipes Achard

Scaphosoma crassipes ACHARD, 1923, Fragm. ent. Prague: 115. Lectotypus ♀: Japan, Miyano-shita (! Mus. London).
Lit.: MRWA & MITONO, 1943: 541. — NAKANE, 1955: 55.

Die originale Serie besteht aus drei Syntypen: 2 ♀♀ aus der Lewis-Sammlung in London, die auf einem Zettelchen aufgeklebt waren, bezettelt „Type“, „Miyano-shita“ und „Japan G. Lewis 1910-320“. Ein ♀, das jetzt die originalen Zettelchen trägt, designiere ich als Lectotypus, das zweite als Paralectotypus. Das dritte Exemplar, ♂ aus der Sammlung Achard, welches jetzt als Paralectotypus designiert ist, ist bezettelt „Japan, G. Lewis 1910-320“ und trägt ein mit Achard's Handschrift geschriebenes Bestimmungszettelchen „*Scaphosoma crassipes* n. sp.“.

Länge 1,9—2 mm. Färbung schwarz oder schwarzbraun, Flügeldecken mit einem apikalen, scharf abgegrenzten hellen Streifen, der lateral weit, bis zum medialen Drittel der Flügeldeckenlänge, reicht. Fühler mässig lang, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet, ähnlich wie bei *tamaninii* ausgebildet, die einzelne Glieder sind aber grösser; 4. Glied fast doppelt so lang wie das 3., das 11. Glied merklich länger als das vorhergehende. Halsschild fein und mässig dicht, bei $\times 20$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken

spärlich und fein, jedoch deutlich gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand fast gerade; apikaler Innenwinkel liegt etwas vor der im Niveau oder Aussenwinkel; Nahtgegend erhaben; Nahtpunktreihe dicht; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, ausserhalb der Mitte der Basalbreite der Flügeldecken nähern sie sich noch ein wenig dem Basalrand und gehen weiter bis auf die Seiten, wo sie mit den Seitenstreifen verbunden sind. Pygidium mit punktueller Mikroskulptur versehen, Punktierung an der Basis sehr fein, apikalwärts ausgelöscht. Metasternum zwischen den Hinterhüften, besonders in den tiefen Längseindrücken dicht und ziemlich grob, sonst sehr spärlich und sehr fein, feiner als der Halsschild, punktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, im medialen Drittel dicht und etwas gröber als das Metasternum zwischen den Hinterhüften punktiert, an den Seiten wird die Punktierung ebenso fein und spärlich wie jene der Seiten des Metasternums; postcoxale Flächen sehr schmal, ihr Apikalrand verläuft parallel mit dem Apikalrand der Hüften.

Aedoeagus (Abb. 58 und 59) stark sklerotisiert, 0,58—0,62 mm lang. Basalkapsel etwa so lang wie die Parameren, ohne Distalwand sehr niedrig und senkrecht. Distalteil des medianen Lobus breit, von der Basis gegen das mediale Drittel zu stark verjüngt, dahinter fast parallelseitig, stark schräg ventralwärts gerichtet, Spitze liegt unter dem Niveau der Parameren, Dorsalseite stark sklerotisiert, eine lange, am Ende zugespitzte Lamelle bildend; Unterwand vor der Mitte etwas gewölbt, im distalen Drittel gegen die Basalkapsel zu senkrecht abgelenkt. Parameren breit, schräg gerichtet, bei Lateralansicht ab der sehr erweiterten Basis gegen das distale Viertel zu etwa gleich breit, am Ende stark verjüngt; bei Dorsalansicht hinter der Basis am Aussenrand ausgerandet, dahinter gegen das apikale Fünftel zu verjüngt, am Ende nach innen gebogen und leicht erweitert. Innensack aus einem stärker sklerotisierten tubulösen und einem breiten follikulösen Teil, die apikalwärts durch eine Apophyse verbunden sind, zusammengesetzt.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Honshu: Miyonoshita, 2 Ex. (Lewis); Akita: Natori, 1 Ex. (Nagayama); Aomori: Takinomata, 1 Ex. (Shimoyama); Yamanaka: Suruga, 2 Ex. (Sauter); Nagano: Kamikochi, 1 Ex. (Nakane); „Japan“, 1 Ex. (Lewis).

***Scaphisoma indubium* Löbl**

Scaphosoma indubium LÖBL, 1965, Ent. Bl., 61: 50. Holotypus ♂: Japan, Kumanotaira (Mus. Paris).

Länge 2—2,3 mm. Fühler ziemlich lang, ab dem 7. Glied deutlich abgeplattet; Glieder 3—5 auffallend kurz, das 4. Glied so lang wie das 3., das 5. so lang wie das 3. und 4. zusammen; 6. Glied viel breiter als das 5., sehr lang, 1,2—1,4 mal länger als das 3.—5. zusammen; 7. Glied noch merklich grösser als

das 6.; 8. Glied etwa so lang wie das 6., mindestens 3 mal länger als breit; 11. Glied gross, bis um ein Drittel länger als das vorhergehende. Halsschild dicht und relativ grob, bei $\times 10$ Vergrösserung deutlich sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken dicht und grob, gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt ein wenig hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach; Nahtpunktreihe dicht; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, enden im äusseren Drittel der Basalbreite der Flügeldecken. Pygidium an der Basis nur ein wenig feiner als die Flügeldecken punktiert, Punktierung apikalwärts succesiv feiner und spärlicher, punktuelle Mikroskulptur deutlich, löscht manchmal an der Basis aus. Metasternum im distalen Teil des medialen Drittels dicht und gröber, vorne, besonders an den Seiten spärlich und sehr fein punktiert. Das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur, im medialen Drittel ähnlich wie das Metasternum viel gröber und dichter punktiert als an den Seiten, bei den untersuchten Exemplaren von Japan ist diese gröbere Punktierung ähnlich jener des Halsschildes, bei den Exemplaren von Ost-Sibirien ist sie noch gröber, ähnlich jener der Flügeldecken; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 60 und 61) leicht sklerotisiert, 0,50—0,54 mm lang. Basalkapsel viel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand sehr niedrig und gewölbt. Distalteil des medianen Lobus schlank, bis auf die Basis und das zugespitzte Ende parallelseitig, ein wenig schräg ventralwärts gerichtet, Spitze liegt im Niveau der Parameren, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand leicht konkav, nur am Ende stärker gebogen. Parameren schlank, leicht schräg gerichtet, bei Lateralansicht abgesehen von der Basis überall gleich breit; bei Dorsalansicht distalwärts allmählich sehr leicht verjüngt. Innensack sehr lang und schlank, an der Basis und an den Seiten stärker sklerotisiert, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: UdSSR: Fernostasien und Japan.

Untersuchtes Material: **UdSSR:** Ussuri-Gebiet: Winogradowka, 5 Ex. (Kiritschenko). **Japan:** Honshu: Nagano: Kumanotaira bei Karuizawa, 1 Ex. (Gallois); Mie: Hirakura, 3 Ex. (Nakane); Mie Univ. Forest, Ichishigun, 1 Ex. (Ichihashi); Nara: Kasuga, 1 Ex. (Shibata).

Scaphisoma japonicum Löbl

Scaphosoma japonicum LÖBL, 1965, Ent. Bl., 61: 47. Holotypus ♀: Japan, Kumanotaira (Mus. Paris).

Länge 1,45—1,7 mm. Färbung der Flügeldecken ähnlich wie bei *crassipes*, der helle Apikalstreifen jedoch merklich schmaler. Fühler kurz, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; Glieder 4 und 5 sehr kurz, das 4. so lang bis 1,4 mal länger als das 3., das 5. ein wenig länger als das 3. und 4. zusammen; 6. Glied sehr lang,

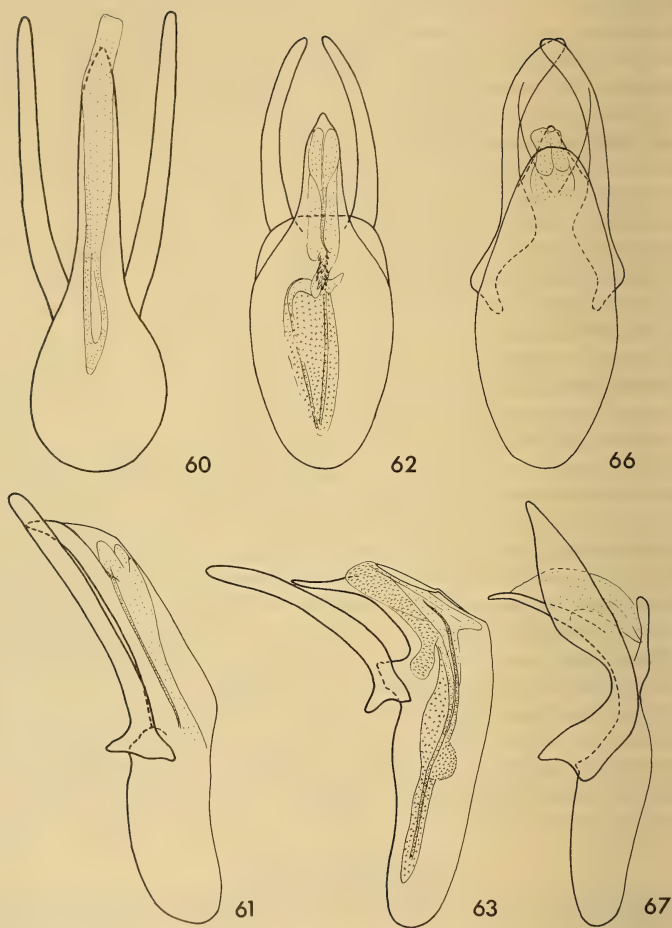


ABB. 60 bis 63, 66 und 67. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

60. *indubium* Löbl, UdSSR: Winogradowka, Innensack zum Teil ausgestülpt, Dorsalansicht. — 61. *indubium* Löbl, Japan: Hirakura, Lateralansicht. — 62. *japonicum* Löbl, UdSSR: Winogradowka, Dorsalansicht. — 63. id. Lateralansicht. — 66. *kaszabi* Löbl, Himalaja: Kulu, Dorsalansicht. — 67. id. Lateralansicht.

bis um ein Viertel länger als das 3.—5. zusammen und nur ein wenig kürzer als das 7.; 8. Glied schlank, 2,5—2,9 mal länger als breit, kürzer als das 6.; 11. Glied bis um ein Drittel länger als das vorhergehende. Punktierung des Halsschildes sehr variabel, dicht und fein bis ausgesprochen grob und schon bei $\times 10$ Vergrössung gut sichtbar. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken dicht, jedoch spärlicher und in der Regel deutlich gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt ein wenig vor oder, seltener, im Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, sonst mehr oder weniger deutlich erhaben; Nahtpunktreihe spärlich bis mässig dicht; Nahtstreifen mässig tief, vorne kaum oder etwas nach aussen gebogen, dort sehr fein, enden hinter dem Halsschildlappen. Pygidium stark runzelig mikroskulptiert, sehr fein und spärlich punktiert. Metasternum zwischen den Hinterhüften und zwischen den Mittel- und Hinterhüften sehr dicht und ziemlich fein punktiert, die Punkte sind in der Nähe der Hinterhüften grösser als die Entfernungen zwischen ihnen, gegen die Mitte zu und zwischen den Mittelhüften wird die Punktierung viel feiner und spärlicher, die Seiten sind spärlich und auffallend grob punktiert. Das 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert, die Punktierung ähnlich spärlich und ein wenig feiner, nur im medialen Drittel dichter als jene der Seiten des Metasternums; post- $\sigma\pi\epsilon\chi\omicron\varsigma$ Flächen weit distalwärts, hinter die Mitte der Sternitlänge reichend, fast dreieckig.

Aedoeagus (Abb. 62 und 63) ziemlich leicht sklerotisiert, 0,39—0,46 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre Distalwand niedrig und schräg. Distalteil des medianen Lobus an der Basis breit und sehr dick, distalwärts verjüngt, hinter der Mitte fast parallelsseitig, stark ventralwärts gebogen, am Ende gegen die Basalkapsel zu senkrecht gerichtet, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand bildet einem breiten Bogen, Spitze liegt im oder ein wenig über dem Niveau der Parameren. Parameren schlank, stark ventralwärts gebogen, enden weit unter dem Niveau der Spitze des medialen Lobus, bei Lateralansicht gegen die Mitte zu allmählich etwas verjüngt, die distale Hälfte gleichmässig breit; bei Dorsalansicht leicht nach innen gebogen, gegen die Mitte zu leicht verjüngt, dahinter bis zum Ende gleichmässig breit. Innensack besteht aus zwei langen Follikeln, die miteinander durch einen kurzen, stärker sklerotisierten Tubus verbunden sind, der basale Follikel ist länger und etwa in der Mitte dorsalwärts gewölbt, von dort aus ragt das Flagellum hervor.

Verbreitung: UdSSR: Fernostasien und Japan.

Untersuchtes Material: UdSSR: Wladowostok, ozeanische Seite, 2 Ex. (Berger); Rayon von Wladiwostok, 3 Ex. (Tscherskij); Jakowlewka, 5 Ex. (Filipjew); Winogradowka, 4 Ex. (Kiritschenko); Kamenka Tal, 1 Ex. (Berger); Spassk, Odarkowskij zawod, 2 Ex. (Tscherskij); Jewsejewka, 1 Ex. (Schtschin-garew); Suputinskij zapowednik, 1 Ex.; Amur, 1 Ex. Japan: Honshu: Akita: Natori, 3 Ex. (Nagayama); Aomori: Idozawa, 1 Ex. (Shimoyama); Murukawa,

1 Ex. (Shimoyama); Nagano: Kumanotaira bei Karuizawa, 1 Ex.; Tochigi: Nasu, 1 Ex. (Hisamatsu); Shikoku: Kochi: Kuroson, 2 Ex. (Chûjô); Insel Hachijô: Nakanogô, 1 Ex. (Watanabe).

Scaphisoma sasagoensis Löbl

Scaphosoma sasagoensis LÖBL, 1965, Ent. Bl., 61: 49. Holotypus ♂: Japan, Sasago (Mus. Paris).

Länge 1,9 mm. Färbung dunkelbraun, Flügeldecken heller rötlich braun bis auf einen grossen dunklen dreieckförmigen Fleck, der an der Basis der Flügeldecken etwas ausserhalb der Mitte der Basalbreite reicht und distalwärts fast das apikale Drittel der Flügeldecken erreicht. Fühler lang, ab dem 7. Glied deutlich abgeplattet; Glieder 4—6 sehr schlank, fast gleich breit; 4. Glied 2,5 mal länger als das 3.; 5. Glied so lang wie das 3. und 4. zusammen; 6. Glied ein wenig kürzer als das 5.; 8. Glied schlank, so lang wie das 6. und viermal länger als breit; 11. Glied nur ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild ziemlich dicht und grob, bei $\times 15$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Distalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken dicht und deutlich gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand gerade; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach; Nahtstreifen ziemlich fein, verlaufen vorne gerade gegen den Halsschildlappen zu und enden vor seinem Rand, biegen nicht nach aussen. Pygidium sehr fein runzelig mikroskulptiert, Punktierung nur gegen die Basis zu deutlicher sichtbar. Metasternum in der distalen Hälfte des medialen Drittels fein und ziemlich dicht punktiert, vor den Hinterhüften eine eingegrabene, dicht und grob punktierte Linie, sonst vorne und besonders an den Seiten wird die Punktierung sehr fein und spärlich. Das 1. freiliegende Sternit fein runzelig mikroskulptiert, im medialen Teil ein wenig gröber als das Metasternum zwischen den Hinterhüften, an den Seiten ähnlich wie der überwiegende Teil des Metasternums sehr fein und sehr spärlich punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 64 und 65) stark sklerotisiert, 0,84 mm lang. Basalkapsel ein wenig kürzer als die Parameren, ihre Distalwand sehr niedrig und schräg. Distalteil des medianen Lobus apikalwärts allmählich verjüngt, vor dem Ende plötzlich lateral und dorsalwärts erweitert, dahinter zugespitzt, mässig ventralwärts gebogen, Spitze liegt im Niveau der Parameren, Dorsalseite ziemlich stark sklerotisiert, Ventralwand gegen das distale Drittel zu leicht gebogen, dahinter stärker schräg ventralwärts gerichtet und gerade. Parameren schlank, ein wenig schräg gerichtet, bei Lateralansicht ab der Basis gegen das distale Drittel zu allmählich leicht erweitert, dahinter wieder gegen das Ende zu verjüngt; bei Dorsalansicht die Innenseite im medialen Teil stärker, am Ende leichter erweitert, der Aussenrand im medialen Teil etwas konkav. Innensack mit einer stark sklerotisierten, zugespitzten Lamelle, sonst membranös, ohne Flagellum.

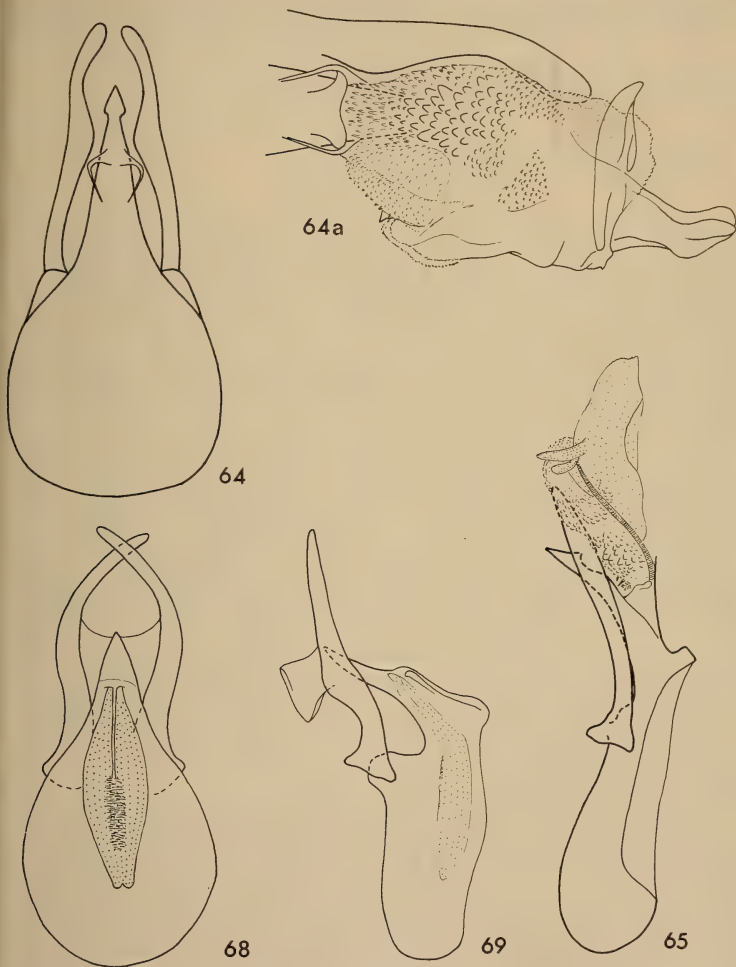


ABB. 64, 64a, 65, 68 und 69. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

64. *sasagoensis* Löbl, Japan: Sasago, ohne dem Innensack, Dorsalansicht. — 64a. id. Distalteil der rechten Paramere und des medialen Lobus mit ausgestülptem Innensack, Dorsalansicht. 65. id. Lateralansicht. — 68. *rubrum* Reitt., Japan: Komoridani, Dorsalansicht. — 69. id. Lateralansicht.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Honshu: Kôfu, Mt. Sasago, 1 Ex. (Gallois).

Scaphisoma kaszabi Löbl

Scaphosoma kaszabi LÖBL, 1965, Annls. hist. nat. Mus. natn. hung., 57: 267. Holotypus ♂: Afghanistan, Bashgultal (Mus. Budapest).

Länge 1,65—1,7 mm. Färbung schwarz oder dunkelbraun, distales Drittel der Flügeldecken ähnlich wie die terminale Abdominalsegmente, Fühler und Beine gelbbraun. Fühler mässig lang, ab dem 7. Glied deutlich abgeplattet; Glieder 3—5 etwa gleich breit, das 4. Glied 2—2,3 mal länger als das 3., das 5. etwas kürzer bis so lang wie das 3. und 4. zusammen; 6. Glied breiter und ebenso lang wie das 5.; 8. Glied ein wenig kürzer und merklich breiter als das 6., jedoch sehr schlank, mehr als 3 mal so lang wie breit; 11. Glied ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild sehr fein und spärlich, bei $\times 20$ Vergrössung schlecht sichtbar punktiert. Distalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken dicht und ziemlich fein, vorne spärlicher und sehr fein punktiert; Apikalrand leicht abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend flach; Nahtpunktreihe dicht; Nahtstreifen ziemlich tief, verlaufen von Apex proximalwärts etwas divergierend, biegen vorne leicht nach aussen und enden vor dem Basalrand der Flügeldecken in der unmittelbaren Nähe des Halsschildlappens. Pygidium fein runzelig mikroskulptiert, dicht und sehr fein, feiner als der Halsschild punktiert. Metasternum im medialen Teil fein und dicht punktiert, an den Seiten wird die Punktierung viel feiner und spärlicher, nur vor den Hinterhüften liegt eine quere Reihe grober Punkte; zwischen den Mittel- und Hinterhüften sehr fein, jedoch noch gut sichtbar, sonst kaum wahrnehmbar runzelig mikroskulptiert. Das 1. freiliegende Sternit deutlich runzelig mikroskulptiert, ähnlich wie die Seiten des Metasternums sehr fein und spärlich punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 66 und 67) schwach sklerotisiert, 0,59—0,62 mm lang. Basalkapsel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand hoch und schräg, ohne deutliche Abgrenzung in die Ventralwand des distalen Teiles des medialen Lobus übergehend. Distalteil des medianen Lobus mit relativ stärker sklerotisierter Oberseite, die eine verkürzte, am Ende breit abgerundete Platte bildet, Ventralwand stark ventralwärts gebogen, am Ende senkrecht, Spitze liegt weit unter dem Niveau der Parameren. Parameren sehr breit, sehr schwach sklerotisiert, dünn, bei Lateralansicht von der Basis schräg dorsalwärts gerichtet und verjüngt, hinter dem basalen Drittel ventralwärts gebogen und stark erweitert, etwa in der Mitte am breitesten, dahinter allmählich verjüngt, der Oberrand ab dem basalen Viertel leicht konvex; bei Dorsalansicht die Innenseite im medialen Drittel

verjüngt, das terminale Drittel fast gleichmässig breit und nach innen gebogen, am Ende abgerundet. Innensack membranös, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: Nordafghanistan und Nordwesthimalaja.

Untersuchtes Material: **Afghanistan:** Kamu, Bashgultal, 3 Ex. (Klappe-
rich). **Himalaja:** Kulu, 3 Ex.

Scaphisoma rubrum Reitter

Scaphisoma rubrum REITTER, 1877, Dtsch. ent. Z., 21: 370. Lectotypus ♂: Japan (! Mus. Paris).

Scaphosoma ustulatum ACHARD, 1923, Fragm. ent. Prague: 112. Syntypen: 6 ♂♂ und ♀♀, Japan, Kyoto und Nichigo (! Mus. Praha).

Lit.: MIWA & MITONO, 1943: 540. — NAKANE, 1955: 55. — LÖBL, 1965a: 46.

Länge 1,6—1,7 mm. Färbung mehr oder weniger dunkel rötlichbraun. Fühler lang, ab dem 7. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied sehr schlank, 3,5—3,7 mal länger als das 3.; 5. Glied etwas breiter als das 4. und etwas länger als das 3. und 4. zusammen; 6. Glied ein wenig breiter und kürzer als das 5., etwa so lang wie das 3. und 4. zusammen; 8. Glied breiter und ebenso lang wie das 6. Glied, 4—4,5 mal länger als breit; 11. Glied bis um ein Drittel länger als das vorhergehende. Halsschild dicht und ziemlich grob, bei $\times 15$ Vergrössung deutlich sichtbar punktiert. Scutellum zum grössten Teil freiliegend. Flügeldecken spärlich, vorne kaum, sonst, besonders hinten viel gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand gerade; apikaler Innenwinkel liegt im Niveau oder ein wenig hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, in der distalen Hälfte leicht erhaben; Nahtstreifen fein, verlaufen gerade nach vorne, kaum das Niveau des Scutellums erreichend. Pygidium sehr dicht unzeitig mikroskulptiert, mit fast erlöschener Punktierung versehen. Metasternum im distalen Teil und besonders zwischen den Mittel- und Hinterhöften dicht und grob punktiert, sonst viel spärlicher und feiner punktiert. Das 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert, in medialen Drittel regelmässig dicht und etwa so grob wie das Metasternum zwischen den Mittel- und Hinterhöften punktiert, an den Seiten sehr fein und spärlich, ähnlich wie der proximale Teil des Metasternums punktiert; postcoxale Flächen ziemlich gross, fast ein Drittel der Länge des Segments einnehmend.

Aedoeagus (Abb. 68 und 69) mässig stark sklerotisiert, 0,56—0,70 mm lang. Basalkapsel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand niedrig, leicht schräg proximalwärts gerichtet. Distalteil des medianen Lobus allmählich verjüngt, stark ventralwärts gebogen, Spitze liegt im Niveau der Parameren, Dorsalseite leicht sklerotisiert, Ventralwand im distalen Drittel konvex, sonst breit konkav. Parameren ein wenig schräg gerichtet, bei Lateralansicht hinter der Basis ziemlich breit und gerade distalwärts verlaufend, dahinter an der Unterseite gegen das

mediale Drittel zu erweitert, vom medialen Drittel distalwärts verjüngt, der Oberrand bildet in der basalen Hälfte einen leichten Bogen, die Unterseite ist vor der Mitte plötzlich in eine sehr schwach sklerotisierte, breite, nach innen und ventralwärts gebogene Lamelle erweitert; bei Dorsalansicht bildet diese Lamelle eine Brücke unter dem terminalen Teil des medialen Lobus, die Parameren sind sonst allmählich gegen das apikale Drittel zu verjüngt, dahinter gleichmässig schlank und gebogen, ihr Aussenrand ist im basalen Drittel konkav, dahinter konvex. Innensack membranös, einfach, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Kiushu: Fukuoka: Mt. Fukuchi, 4 Ex. (Kimoto); Kagoshima, 2 Ex. (Takahashi); Shikoku: Kochi: Kuroson, 4 Ex. (Chûjô); Kagawa: Mt. Otaki, 3 Ex.; Honshu: Wakayama-ken: Komoridani, 12 Ex. (Sabaguchi); Nichigo, 1 Ex.; Shizuoka: Minami Aisu, 1 Ex. (Kurosawa); Nagano: Sasayama, 1 Ex. (Nakane); Tokushima: Mt. Tsurugi-san, 3 Ex.; Yamana: Suruga, 2 Ex. (Sauter); Kyoto: Sagudani, 1 Ex. (Nobuchi); Kyoto, 6 Ex.; „Japan“, 9 Ex.

Scaphisoma assimile assimile Erichson

Scaphisoma assimile ERICHSON, 1845, Naturg. Ins. Deutschl., Band 3: 10. Lectotypus ♂: Deutschland, Berlin (! Mus. Berlin).

Lit.: LUNDBLAD, 1952: 51. — LÖBL, 1963a: 704. — LÖBL, 1964a: 3. — KOFLER, 1968: 39. — HANSEN, 1968: 234. — TAMANINI 1969b: 366.

Länge 1,65—2 mm. Fühler lang, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied schlank, 2—2,2 mal länger als das 3.; 5. Glied merklich länger und breiter; 6. Glied immer deutlich grösser als das 5.; 7. Glied etwa um ein Drittel länger als das 6.; 8. Glied ebenso lang wie das 6. und mindestens 3 mal länger als breit; 11. Glied nur ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild ziemlich spärlich und fein, bei $\times 20$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken dicht und ziemlich grob punktiert; Apikalrand fast gerade; apikaler Innenwinkel liegt vor dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend leicht erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, ausserhalb der Mitte der Basalbreite der Flügeldecken nähern sie sich dem Basalrand und löschen aus. Pygidium runzelig mikroskulptiert, spärlich und fein, kaum gröber als der Halsschild punktiert. Metasternum im distalen Teil des medialen Drittels dicht, sonst spärlicher, in der Regel merklich feiner, selten fast so grob wie die Flügeldecken punktiert. Das 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert, spärlich und fein, nur etwas gröber als der Halsschild punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 70 und 71) stark sklerotisiert, 0,80—0,95 mm lang. Basalkapsel ein wenig länger als die Parameren, ihre Distalwand niedrig und gewölbt. Distalteil des medianen Lobus kurz, Oberwand stark sklerotisiert, apikalwärts

verjüngt und zugespitzt, am Ende fast gerade distalwärts gerichtet, Ventralwand kürzer und schmaler, leicht gebogen. Parameren mässig breit, etwas schräg gerichtet, bei Lateralansicht im medialen Teil leicht erweitert; bei Dorsalansicht der Innenrand gegen die Mitte zu verjüngt, die Distalhälfte gleichmässig breit und leicht nach innen gebogen. Innensack stark sklerotisiert, lang und dick, im apikalen Teil mit zwei distalwärts divergierenden Plättchen, vor ihnen ein grosses mittleres Zähnnchen und je ein schlankes, gekrümmtes, laterales Zähnnchen, die alle drei proximalwärts gerichtet sind.

Verbreitung: von Skandinavien und England über Mitteleuropa, Frankreich, bis Süd-Italien, Balkan, Türkei, europäischer Teil Russlands bis zum Kaukasus.

Untersuchtes Material: **Norwegen:** Opland ostre: Lappfjärd; Aust Agder: Grimstad; Akershus: Oslo, Roa; Östfold: Halden. **Finnland:** Savonia bor.: Vehmersalmi; Kuopio; Savonia austr.: Riistina; Tavastia bor.: Viitasaari; Tavastia austr.: Pälkäne; Regio aboënsis: Karislojo; Nylandia: Korsaa; Helsing; Huopalahti; Tuusula; Helsinki; Ekenäs. **Dänemark:** Sjaelland. **Holland:** Cadzand. **Belgien:** „Belgia“. **England:** Rower. **Deutschland:** Hamburg: Hittfeld; Gustavsborg; Steinbecker Moor; Hamburg; Niedersachsen: Friedland; Westfalen: Aachen; Sieg Kreis, Hangelar; Erkelenz; Valkenberg bei Bonn; Hessen: Darmstadt; Frankfurt; Taunus; Selengenstadt; Bad Hersfeld; Rheinland: Steinebach; Baden: Wimpfen; Markgröningen; Heilbronn; Bayern: Vilshofen; Schönbürg; Grünwald; Neufahrn; Wolfrathausen; München; München, Überschwemmungsgebiet der Isar; München, Preppeling; Ismaninger Teichgebiet; Schleissheim; Neureut; Eschenlohe; Murnau; Garmisch; Brandenburg: Rangsdorf; Umg. Luckenwalde; Elstal; Postdam; Kreuzberg; Rudersdorf; Königs Wusterhausen; Hönow bei Berlin; Spandauer Forst bei Berlin; Thüringen: Umg. Sohl; Sachsen: Umg. Weischlitz; Beinitz, west. Leipzig. **Frankreich:** „Gallia bor.“. **Polen:** Gdansk; Umg. Gdansk; Olsztyn; Pisz; Bialystok; Podolany bei Bialowieza; Warszawa: Pyry; Morysinek; Wrocław: Klodsko; Wrocław; Opole: Nysa; Katowice: Cieszyn; Kraków: Kraków; Czarna Góra; Goszcza; Chelmek; Wadowice, Tomice; Nowy Sącz; Rzeszów: Nowa Grobla; Przemyśl; „Lipowiec“. **Tschechoslowakei:** Böhmen: Krkonoše; Malá Skála; Mladá Boleslav; Hořice; Bohdaneč; Borkovice; Vamberk; Merklövice; Pyšely; Svatý Prokop; Cibulka; Košice; Krč; Vrané n. Vlt.; Radotín; Davle; Modřany; Závist; Všenory; Čelákovice; Tábor; Karlovy Vary; Šumava; Mähren: Vlašim; Prostějov; Opava; Rajhrad; Hnojník; Ostrava; Bílý Potok; Beskydy; Slowakei: Bratislava; Jur pri Bratislave; Trstín; Trenčín; Inovec; Rimavská Streda. **Österreich:** Niederösterreich: Krems; Moosbrunn; Wienerwald, Rekawinkel; Wien, Prater; Steiermark: Ingeringtal; Umg. Graz; Salsbachtal bei Rakitsch; Kärnten: Gailtal; Nordtirol: Kössen; Imster Au. **Schweiz:** Schaffhausen; Bern: Nidau; Menzingen; Waadtland: Rossinière; Lausanne; P. Bourget; Gings; Genève: Veyrier; Genève; Sionnet.

Ungarn: Budafok; Dunaörs; Siófok; Palháza; Kalocsa; Szegi; Pécs; Szeged.
Rumänien: Bihor; Biharia; Baita; Sighiștel; Caraș-Severin: Baile Herculane;
 Sibiu; Prahova: Azuga. **Jugoslawien:** Dalmatien: Kijevo; Bosnien: Čelič; Sara-
 jevo; Nevesinje; Bjelašnica planina; Ilidže; Bosn. Brod; Vrelo; Priboj. **Bulgarien:**
 Samokov. **Türkei:** zwischen Yol Üstü und Rize. **UdSSR:** Karelia: Karelka;
 Gizhino; Suitsamo; Mätsärpirtti; Kuolemajärvi; Wyborg; Lettland: Jelowka;
 Ukraine: Brzuchowice; Rowno; Kuzy; Moskau: Uzkoe.

Scaphisoma assimile curvistria Reitter

Scaphosoma curvistria REITTER, 1891, Dtsch. ent. Z., 35: 22. Holotypus ♀: UdSSR: Kasalinsk (! Mus. Budapest).
Scaphosoma tedjense LÖBL, 1964, Ann. Naturhistor. Mus. Wien, 67: 487. Holotypus ♀: UdSSR, Tedzhen (Mus. Wien) — **syn. n.**
 Lit.: LÖBL, 1963a: 705.

Der Typus von *tedjense* ist ein nicht reifes Weibchen mit etwas abweichender Punktierung.

Diese Unterart unterscheidet sich durch viel feinere Punktierung der Ober- und der Unterseite; die Entfernungen zwischen den einzelnen Punkten an den Flügeldecken sind bis dreimal grösser als ihre Durchmesser. Ausserdem sind die Fühlerglieder 7—11 in der Regel etwas schlanker.

Verbreitung: UdSSR: Mittelasien.

Untersuchtes Material: Kasachstan: Kasalinsk, 1 Ex.; Auli Ata, Syr Darja, 11 Ex.; Syr Darja, Talass, 1 Ex.; Turkmenien: Tedzhen (Tedjen), 1 Ex. (Hauser); Usbekistan: Buchara, 3 Ex.; Taschkent, Dzhulek, 2 Ex. (Kozhantschikow); Kirgisien: Susamyr, 1 Ex. (Michalewskaja).

Scaphisoma flavonotatum Pic

Scaphosoma flavonotatum PIC, 1905, Échange, 21: 129. Typus: Algerien, Djidjelli (? Mus. Paris).
Scaphosoma flavonotatum var. *nigricolor* PIC, 1920, Échange, 36: 5. Holotypus ♀: Algerien, Forêt d'Aschrit (! Mus. Paris).
Scaphosoma reitteri var. *vaulogeri* PIC, 1920, Échange, 36: 13. Lectotypus ♂: Algerien, Forêt d'Aschrit (! Mus. Paris) — **syn. n.**
 Lit.: LÖBL, 1965c: 337. — TAMANINI, 1969a: 486.

Das im Mus. Paris als Typus der Art *flavonotatum* bezeichnete Exemplar gehört einer mir unbekannten Art an und ist sowohl mit „Hoa Binh“ (Tonkin) als auch mit „Forêt d'Aschrit“ bezettelt. Beide Etiketten sowie das Bestimmungszettelchen sind von Pic handschriftlich geschrieben. Obwohl die Färbung dieses Exemplares mit der Beschreibung übereinstimmt, ist es nicht möglich es für den Typus zu halten.

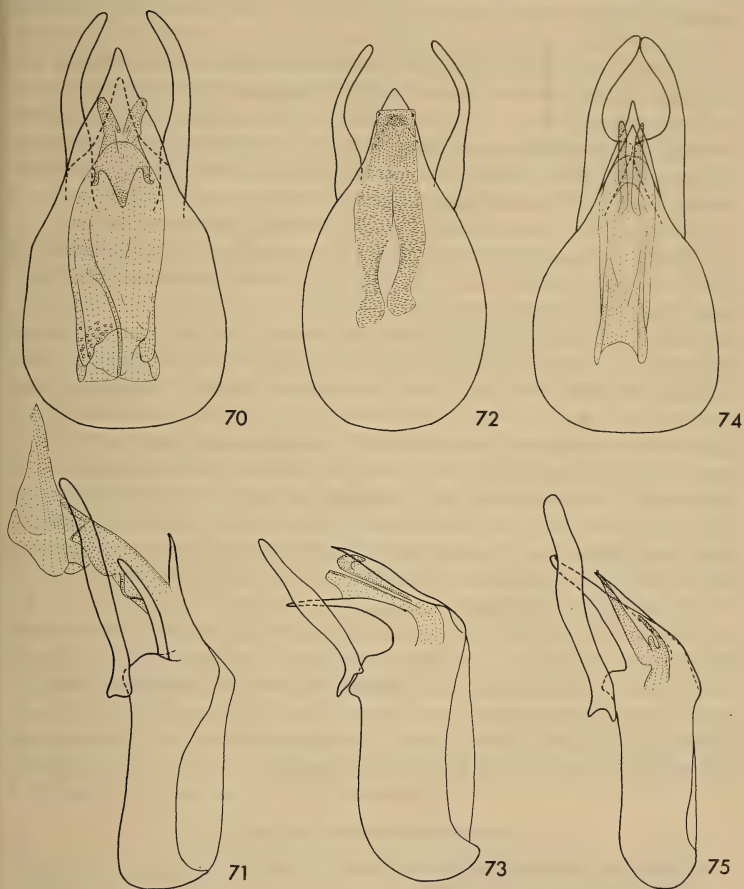


ABB. 70 bis 75. Aedoeagen von *Scaphisoma*.

70. *assimile assimile* Er., Slowakei: Bratislava, Dorsalansicht. — 71. id. Innensack ausgestülpt, Lateralansicht. — 72. *flavonotatum* Pic, Tunesien: Ain Draham, Dorsalansicht. — 73. id. Lateralansicht. — 74. *turkomanorum* Reitt., UdSSR: Kitab, Dorsalansicht. — 75. id. Lateralansicht.

Der Typus der var. *nigricolor* ist ein normal ausgefärbtes Exemplar und weicht überhaupt nicht von den anderen bekannten Belegen der Art *flavonotatum* ab.

Die originale Serie von der var. *vaulogeri* besteht aus 3 Arten, 4 Ex. *flavonotatum*, 1 Ex. *palumboi erratum* und 1 Ex. *Eubaeocera nobilis*. Mit Pic'schen Determinationzettelchen sind jedoch nur *flavonotatum* versehen. Ein ♂, das jetzt die originalen Zettelchen trägt, designiere ich als Lectotypus, die übrigen als Paralectotypen. Eine andere Serie von Exemplaren, die Pic als var. *vaulogeri* bestimmt hatte, ist in der Achard-Sammlung. Diese sind aber von Bou Berak und gehören den Arten *palumboi erratum* und *Eubaeocera kapfereri* an.

Die Art *flavonotatum* ist sehr ähnlich der *assimile* s. str. In den ektoskeletalen Merkmalen unterscheidet sie sich nur durch die dichtere Punktierung der Flügeldecken und des Metasternums. Länge 1,75—2 mm.

Aedoeagus (Abb. 72 und 73) stark sklerotisiert, 0,79—0,82 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre distalwand niedrig, leicht schräg gebogen. Distalteil des medianen Lobus stark ventralwärts gebogen, Dorsalwand stark sklerotisiert, schräg, ein wenig gewellt, allmählich gegen die Spitze zu verjüngt, überdeckt die schmalere, im distalen Teil bis senkrecht gerichtete Ventralwand; Spitze der Ventralwand liegt im oder unter dem Niveau der Parameren. Parameren mässig breit, schräg gerichtet, bei Lateralansicht hinter der Basis und vor dem terminalen Viertel verjüngt; bei Dorsalansicht hinter dem basalen Drittel verjüngt, das Distaldrittel gleichmässig schlank, nach innen gebogen. Innensack stark sklerotisiert, lang, in der Basalhälfte der Länge nach gespalten.

Verbreitung: Algerien, Tunesien und Sardinien.

Untersuchtes Material: **Algerien:** Forêt d'Aschrit, 24 Ex. (Vauloger); Djijelli, 6 Ex.; Philippeville, 1 Ex. (Théry); Laverdure, 8 Ex. (Mařan); „pr. Alger“, 2 Ex. **Tunesien:** Aïn Draham, 16 Ex. (Balthasar, Besuchet, Bodemeyer, Demoflys, Mařan, Pic). **Sardinien:** Mte Albo, 1 Ex. (Dodero); Tempio, 2 Ex. (Dodero); Lula, 1 Ex. (Dodero); Aritzo, 1 Ex. (Dodero); Laconi, 1 Ex. (Dodero); Mte Fratelli, 8 Ex. (Lostia); „Sardinia“, 2 Ex. (Lostia).

Scaphisoma turkomanorum Reitter

Scaphosoma turkomanorum REITTER, 1887, Dtsch. ent. Z., 31: 507. Holotypus ♂: UdSSR, Hodscha Kala (! Mus. Budapest).
Lit.: LÖBL, 1967a: 109.

Länge 2—2,4 mm. Färbung dunkel bis schwarzbraun. Fühler sehr lang, ab dem 7. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied schlank, fast zylindrisch, 2—2,2 mal länger als das 3.; 5. Glied etwas breiter und etwa um ein Fünftel länger als das 4.; Glieder 6—11 relativ schlank, das 8. Glied 3,5 bis fast 4 mal länger als breit und etwa so lang wie das 5.; 11. Glied ein wenig länger als das vorhergehende. Hals-

schild spärlich und sehr fein punktiert. Distalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken ausgesprochen fein, jedoch merklich gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand fast gerade; apikaler Innenwinkel liegt hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend fast flach; Nahtpunktreihe dicht, aus sehr feinen Punkte zusammengesetzt; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken und in seiner unmittelbaren Nähe, enden knapp vor dem äusseren Viertel der Basalbreite der Flügeldecken. Pygidium runzelig mikroskulptiert, sehr fein, noch feiner als der Halsschild punktiert. Metasternum sehr fein, nur etwas deutlicher als der Halsschild und spärlich, nur zwischen den Hinterhüften ein wenig dichter punktiert. Das 1. freiliegende Sternit fein runzelig mikroskulptiert und ähnlich fein und spärlich wie das Metasternum punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 74 und 75) stark sklerotisiert, 1,14—1,20 mm lang. Basalkapsel kürzer bis so lang wie die Parameren, ihre Distalwand sehr niedrig und senkrecht. Distalteil des medianen Lobus leicht ventralwärts gebogen, Dorsalwand stark sklerotisiert, schmaler und kürzer als die Ventralwand und gegen die Spitze zu allmählich verjüngt, Ventralwand in der basalen Hälfte fast gerade, dahinter leicht gebogen, Spitze liegt im oder unter dem Niveau der Parameren. Parameren breit, ein wenig schräg gerichtet, bei Lateralansicht gewellt, im medialen Drittel ein wenig breiter als davor und dahinter; bei Dorsalansicht der Aussenrand distalwärts gegen das apikale Drittel zu fast gerade, dahinter leicht abgerundet, die Innenseite gegen die Mitte zu stark erweitert, in der Mitte berühren sich die beiden Parameren, dahinter plötzlich tief ausgerandet, vor dem apikalen Viertel am schmalsten, das Ende etwas erweitert. Innensack stark sklerotisiert, lang und dick, mit zwei schlanken Stäbchen, die seitlich der Spitze der Dorsalwand des distalen Teiles des medialen Lobus herausragen.

Verbreitung: UdSSR, Zentralasien.

Untersuchtes Material: Turkmenien: Hodscha kala, 1 Ex.; „Turkmenien“, 4 Ex. (Leder); Usbekistan: Kuliab, Ak-sou Tal, 1 Ex. (Hauser); Muninadab, 1 Ex. (Dlusskij); Staraja Prist. nahe Dzhilikul, 1 Ex. (Gussakowskij); Kitab nördl. von Buchara, 1 Ex. (Gussakowskij).

Scaphisoma haemorrhoidale Reitter

Scaphisoma haemorrhoidale REITTER, 1877, Dtsch. ent. Z., 21: 369. Holotypus ♂: Japan (! Mus. Budapest).

Scaphosoma haemorrhoidale var. *plagipenne* ACHARD, 1923, Fragm. ent. Prague: 112. Holotypus ♀: Japan, Kyoto (! Mus. Praha) — **syn. n.**

Scaphosoma lewisi ACHARD, 1923, Fragm. ent. Prague: 112. Holotypus ♂: Japan, Kobe (! Mus. Praha).

Lit.: MIWA & MITONO, 1943: 539 (*lewisi*) und 540. — NAKANE, 1955: 55. — LÖBL, 1965d: 3. — LÖBL, 1966: 134.

Die var. *plagipenne* beschrieb Achard für Exemplare mit einem ein wenig deutlicheren subhumeralen Flecken. Die Färbung der Flügeldecken dieser Art variiert und es gibt allmähliche Übergänge zwischen Exemplare deren Fleck hell und gut abgegrenzt ist und solchen, die dort kaum heller sind als im mittleren Teil der Flügeldecken.

Länge 1,45—1,85 mm. Färbung braun bis schwarzbraun, Flügeldecken vorne mehr oder weniger heller und rötlich, im distalen Drittel hellgelb. Fühler ziemlich lang, ab dem 6. Glied abgeplattet; 4. Glied sehr schlank, etwa doppelt so lang wie das 3. Glied; 5. Glied deutlich breiter als das 4., jedoch sehr schlank, 1,5—1,7 mal länger als das 4.; 6. Glied kaum so lang wie das 5.; 8. Glied schlank, etwas kürzer bis so lang wie das 6., etwa 4 mal länger als breit; 11. Glied 1,3—1,5 mal länger als das vorhergehende. Halsschild dicht und relativ grob, bei $\times 10$ Vergrössung deutlich sichtbar punktiert. Distalteil des Scutellums freiliegend. Flügeldecken dicht, im basalen Teil kaum, sonst viel gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt ein wenig hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahttrand etwas kantig erhaben; Nahtgegend flach; Nahtstreifen ziemlich fein, verlaufen gerade nach vorne, im oder vor dem Niveau des Scutellums endend. Pygidium runzelig mikroskulptiert, spärlich und äusserst fein punktiert. Metasternum sehr fein und spärlich, nur zwischen den Hinterhüften gröber und dichter punktiert. Das 1. freiliegende Sternit runzelig mikroskulptiert, Punktierung regelmässig spärlich und sehr fein; postcoxale Flächen relativ gross, hinter das proximale Drittel der Segmentlänge reichend.

Aedoeagus (Abb. 76 und 77) mässig stark sklerotisiert, 0,64—0,71 mm lang. Basalkapsel länger als die Parameren, ihre Distalwand sehr niedrig und schräg, oberer Distalrand erhaben. Distalteil des medianen Lobus kurz und sehr schlank, die Oberwand in zwei schmale parallele Äste gespalten, die die ein wenig längere Ventralwand zum grössten Teil überdecken. Parameren ziemlich schlank, fast gerade distalwärts gerichtet, bei Lateralansicht hinter der Basis und im terminalen Drittel verjüngt; bei Dorsalansicht hinter der Mitte distalwärts verjüngt und leicht nach innen gebogen. Innensack mässig stark sklerotisiert, breit und dick, mit einer Lamelle im medialen Teil.

Verbreitung: UdSSR: Fernostasien, Japan und China.

Untersuchtes Material: **UdSSR:** Ussuri Gebiet: Spassk, Odarkowskij zawod, 4 Ex. (Berger); Wladiwostok, Sedanka, 1 Ex. (Berger); Iman, 1 Ex. (Schingar); „Ozeanische Seite“, 1 Ex. (Berger). **China:** „S. Mandschur, Chikuanschan“, 2 Ex. **Japan:** Honshu: Gumma: Mt. Tanigawa, 4 Ex. (Hisamatsu); Tokyo: Hino bei Tachikawa, 1 Ex.; Aoyama, 1 Ex. (Nakane); Tamagawa, 1 Ex. (Gallois); „Env. de Tokyo et Alpes de Nikko“, 3 Ex. (Harmand); Tokyo, 4 Ex. (Gallois); Nagano: Kumanotaira bei Karuizawa, 1 Ex. (Gallois); Wakayama: Komoridani, 1 Ex.; Tottori: Mt. Daisen, 2 Ex.; Kyoto: Mt. Daihi, 1 Ex.;

Kyoto, 7 Ex.; Hyogo: Kobe, 1 Ex.; Mukogawa, 2 Ex.; Yamanaka: Suruga, 1 Ex. (Sauter); Hagi, 1 Ex. (Hiller); Yokohama, 3 Ex.; Insel Hachijō, Toryutōge, 1 Ex.; Kiushu: Kagoshima, 1 Ex.; Fukuoka: Mt. Hikosan, 1 Ex.; Shikoku: Kochi: Yakyo, 3 Ex. (Sakaguti); Kuroson, 2 Ex. (Chūjō); „Japan“, 23 Ex.

Scaphisoma austerum Löbl

Scaphosoma austerum LÖBL, 1965, Annot. zool. bot. Bratislava, 23: 1. Holotypus ♀: Japan, Mt. Tanigawa (Mus. Budapest).

Länge 1,8 mm. Färbung dunkelbraun, Flügeldecken mit breitem, fast das ganze apikale Drittel einnehmenden hellen Streifen. Fühler ähnlich wie bei *haemorrhoidale* ausgebildet, länger, das 4. Glied mehr als doppelt so lang wie das 3. Glied. Halsschild etwas gröber als bei *haemorrhoidale* punktiert. Scutellum zum Teil freiliegend. Flügeldecken vorne ein wenig, distalwärts deutlich gröber als bei *haemorrhoidale* punktiert; Apikalrand fast gerade; apikaler Innenwinkel liegt ein wenig hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtrand nicht kantig erhaben; Nahtgegend hinten leicht erhaben; Nahtstreifen verlaufen gerade proximalwärts, enden hinter dem Niveau des Scutellums. Pygidium runzelig mikroskulptiert und sehr fein und spärlich punktiert. Metasternum und das 1. freiliegende Sternit an den Seiten spärlich und sehr fein, im medialen Drittel dichter und etwas gröber punktiert, das Sternit runzelig mikroskulptiert. Postcoxale Flächen ähnlich wie bei *haemorrhoidale* gross.

Männchen nicht bekannt.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Honshu: Gumma: Mt. Tanigawa, 1 Ex. (Hisamatsu).

Scaphisoma hapiroense Löbl

Scaphisoma hapiroense LÖBL, 1968, Ann. Zool. Warszawa, 25: 420. Holotypus ♀: Korea, Hapiro Tal (Mus. Warszawa).

Länge 1,85 mm. Färbung dunkel rötlichbraun, helles apikales Band der Flügeldecken reicht an den Seiten bis in das mittlere Drittel des Flügeldeckenlänge. Fühler lang, ab dem 5. Glied abgeplattet; 4. Glied etwa doppelt so lang wie das 3.; 5. Glied deutlich länger als das 3. und 4. zusammen; 6. Glied kaum kürzer und etwas breiter als das 5.; 8. Glied schlanker und etwa so lang wie das 6. Glied, 3,7 mal länger als breit; 11. Glied ein wenig länger als das vorhergehende. Halsschild dicht und grob, bei $\times 10$ Vergrössung gut sichtbar punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken gröber und ein wenig spärlicher als der Halsschild punktiert; Apikalrand abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt etwas hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend vorne flach, sonst leicht

erhaben; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen, werden sehr seicht und verlaufen parallel und ganz geradlinig mit dem Basalrand der Flügeldecken, in dessen unmittelbarer Nähe, gegen das äussere Drittel der Basalbreite der Flügeldecken zu. Pygidium runzelig mikroskulptiert und fein punktiert. Metasternum im proximalen Teil und in der Mitte glatt, sonst relativ grob und mässig dicht punktiert, an den Seiten wird die Punktierung merklich spärlicher als zwischen den Mittel- und Hinterhüften. Das 1. freiliegende Sternit sehr fein runzelig mikroskulptiert, noch etwas gröber und dichter als das Metasternum punktiert; postcoxale Flächen schmal.

Männchen nicht bekannt.

Verbreitung: Nord-Korea.

Untersuchtes Material: Mjohjang-san-Gebirge, Kreis Hjangsan, Tal Hapiro, 1 Ex. (Mroczkowski & Riedel).

Caryoscapha Ganglbauer

Caryoscapha GANGLBAUER, 1899, Käfer v. Mitteleuropa, Band 3: 343 (subg. von *Scaphisoma* Leach). Typus-Art: *Scaphisoma limbatum* Erichson, 1845; Monotypie.

Diese Gattung steht sehr nahe der Gattung *Scaphisoma*, von welcher sie sich nur durch die Form der Kiefertaster, deren Endglied erweitert und dreieckig ist, unterscheidet. Wie bei *Scaphisoma* ist es nicht notwendig eine neue Beschreibung dieser Gattung zu geben.

Bisher sind nur zwei Arten der Gattung *Caryoscapha* bekannt geworden, die in den äusserlichen Merkmalen einander sehr ähnlich sind.

Caryoscapha limbatum (Erichson)

Scaphisoma limbatum ERICHSON, 1845, Naturg. Ins. Dtschl., Band 3: 11. Lectotypus ♂: „Hungaria“ (! Mus. Berlin).

Lit.: TAMANINI, 1969b: 361.

Die Originalserie besteht aus 4 ♂♂ und 1 ♀, die alle mit rotem Typen-Zettelchen versehen sind. Ein ♂, bezettelt „7702“, „Hung. Dahl“ und „limbatum Dahl“ designiere ich als Lectotypus. Zwei ♂♂ und 1 ♀ bezettelt „Hungaria Dahl“ und 1 ♂ bezettelt „Styria Kahr.“ designiere ich als Paralectotypen.

Länge 2,35—2,6 mm. Fühler lang, ab dem 6. Glied deutlich abgeplattet; 4. Glied kurz, nur ein wenig länger als das 3.; 5. Glied etwa 1,6 mal länger als das 4., merklich kürzer als das 3. und 4. zusammen; 6. Glied sehr lang, etwa doppelt so lang wie das 5. und so lang wie das viel breitere 7.; 8. Glied 1,5—1,7 mal länger als das 5.; 11. Glied nur etwas grösser als das 7. Glied. Halsschild dicht und sehr grob punktiert. Spitze des Scutellums freiliegend. Flügeldecken dicht und noch etwas gröber als der Halsschild punktiert; Apikalrand sehr leicht

abgerundet; apikaler Innenwinkel liegt ein wenig hinter dem Niveau der Aussenwinkel; Nahtgegend in der distalen Hälfte erhaben, sonst flach; Nahtstreifen tief, biegen vorne nach aussen und verlaufen parallel mit dem Basalrand der Flügeldecken, vor dem äusseren Viertel der Basalbreite der Flügeldecken endend. Pygidium mit punktueller Mikroskulptur versehen, Punktierung vorne grob, apikalwärts ausgelöscht. Metasternum an den Seiten grob und ziemlich spärlich, zwischen den Mittel- und Hinterhüften feiner punktiert, im mittleren Teil und zwischen den Mittelhüften glatt. Das 1. freiliegende Sternit mit punktueller Mikroskulptur versehen, Punktierung grob jedoch deutlich feiner als jene an den Seiten des Metasternums, im medialen Drittel spärlicher als an den Seiten; postcoxale Flächen schmal.

Aedoeagus (Abb. 78 und 79) stark sklerotisiert, 0,65—0,74 mm lang. Basalkapsel etwa so lang wie die Parameren, ihre Distalwand niedrig, schräg und abgerundet. Distalteil des medianen Lobus allmählich apikalwärts verjüngt, schräg ventralwärts gerichtet, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand gebogen, konkav, Spitze liegt im Niveau der Parameren. Parameren ziemlich breit, leicht schräg gerichtet, bei Lateralansicht im medialen Teil verjüngt; bei Dorsalansicht gleichmässig breit, nur im terminalen Teil leicht verjüngt. Innensack membranös, dick und lang, ohne Flagellum oder Armatur.

Verbreitung: Mitteleuropa, Frankreich, Italien, Balkan, Osteuropa und Ostsibirien.

Untersuchtes Material: **Deutschland:** Württemberg: Ulm; Niedersachsen: Ruthe. **Polen:** Rzeszów: Przemyśl. **Tschechoslowakei:** Böhmen: Šumava; Slowakei: Gíraltovec; Remétske Hámre; Vihorlat. **Österreich:** „Styria“ und „Steiermark“. **Ungarn:** Zirc; „Hungaria“. **Rumänien:** Baile Herculane; Rotenturm Pass; Biharia; Mehadia; „Transsylvania“. **Jugoslawien:** Slowenien: Raduha; Kroatien: Brod; Velika, „Croatia“; Bosnien: Majevečka planina; Ilidže; „centr. Bosnien“; „Bosnien“; „Serbien“. **UdSSR:** Karpatorussland: Uzhok; Kaluga: Umg. von Kaluga; Iwanowo; Orenburg: Kizljär Berganju; Ussuri-Gebiet: Sedanka; Pol. Lunzy; Spassk, Jakowlewka; Winogradowka; Suchan; Amur; „Sibiria“.

Caryoscapha seorsum Löbl

Caryoscapha seorsum LÖBL, 1965, Annot. zool. bot. Bratislava, 17: 1. Holotypus ♂: Japan, Chuzenji (Mus. Paris).

Diese Art ist dem *limbatum* sehr ähnlich, sie ist weniger robust, 2,3—2,5 mm lang, unterscheidet sich durch das kleinere 4. Fühlerglied, dichtere Punktierung des Halsschildes und in der Regel etwas feinere Punktierung der Flügeldecken; durch die gröbere Punktierung des Metasternums zwischen den Mittel- und Hinterhüften, die dort ebenso grob ist wie an den Seiten des Metasternums, durch das 1. freiliegende Sternit ohne Mikroskulptur und durch die Form des Aedoeagus.

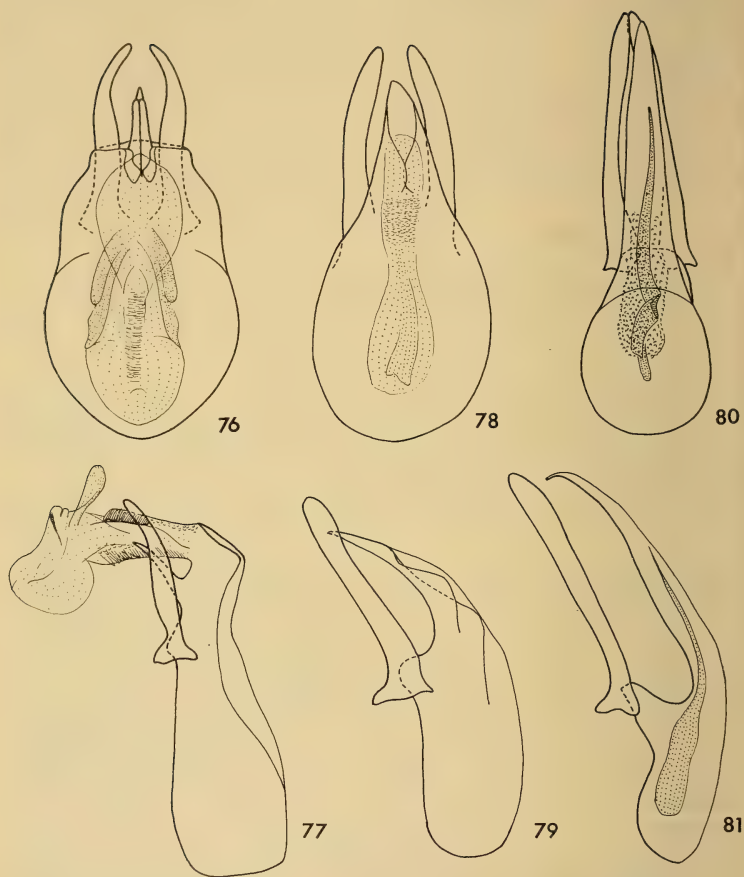


ABB. 76 bis 81. Aedoeagen von *Scaphisoma* und *Caryoscapa*.

76. *haemorrhoidale* Reitt., Japan: Mt. Tanigawa, Dorsalansicht. — 77. *haemorrhoidale* Reitt., Japan: Kyoto, Innensack ausgestülpt, Lateralansicht. — 78. *limbatum* (Er.), Jugoslawien: Majevisa planina, Dorsalansicht. — 79. id. Lateralansicht. — 80. *seorsum* Löbl, Japan: Chuzenji, Dorsalansicht. — 81. id. Lateralansicht.

Aedoeagus (Abb. 80 und 81) mässig stark sklerotisiert, 0,67—0,69 mm lang. Basalkapsel viel kürzer als die Parameren, ihre Distalwand hoch und konkav. Distalteil des medianen Lobus schlank und lang, gegen die Spitze zu allmählich verjüngt, leicht schräg, am Ende senkrecht ventralwärts gerichtet, Dorsalseite schwach sklerotisiert, Ventralwand leicht gewellt, Spitze liegt über dem Niveau der Parameren. Parameren schlank, leicht schräg gerichtet, bei Lateralansicht zwischen der Basis und dem medialen Drittel verjüngt, am breitesten vor dem Ende; bei Dorsalansicht im medialen Teil verjüngt. Innensack membranös, ziemlich schlank, mit flachem Flagellum, das im basalen Teil plötzlich umgebogen ist.

Verbreitung: Japan.

Untersuchtes Material: Honshu: Chuzenji, 1 Ex. (Gallois); „Route de Chuzenji à Yumoto“, 2 Ex. (Gallois); Aomori: Towada, Hiraka-machi, 1 Ex. (Shimoyama); Hokkaido: Tokachi: Nukabira, 2 Ex. (Nakane).

LITERATUR

- ACHARD, J. 1920. *Diagnoses d'espèces nouvelles de Scaphidiidae (Col.)*. Bull. Soc. ent. Fr.: 239—242.
- 1923. *Revision des Scaphidiidae de la faune japonaise*. Fragm. ent. Prague: 94—120.
- 1924a. *Essai d'une subdivision nouvelle de la famille des Scaphidiidae*. Ann. Soc. ent. Belg. 65: 25—31.
- 1924b. *Catalogue des Scaphidiidae de la Faune paléarctique*. Bull. Soc. ent. Belg. 6: 143—155.
- CSIKI, E. 1908. *Catalogus Scaphidiidarum*. Rovart. Lapok 15: 151—174.
- 1910. *Scaphidiidae*. Coleopterorum Catalogus, pars 13. Berlin.
- DAJOZ, R. 1965. *Morphologie et biologie de la larve de Scaphosoma assimile Er. (Coleopteres, Scaphidiidae)*. Bull. mens. Soc. linn. Lyon 34: 105—110.
- ERICHSON, W. F. 1845. *Naturgeschichte der Insecten Deutschlands. Erste Abteilung. Coleoptera*. Band 3. Berlin.
- GANGLBAUER, L. 1899. *Die Käfer von Mitteleuropa*. Band 3. Wien.
- GYLLENHAL, L. 1808. *Insecta Svecica descripta. Classis 1. Coleoptera sive Eleutherata*. Tom. 1, Pars 1. Scaris.
- HANSEN, V. 1968. *Biller, XXV. Adselbiller, Stumpbiller*. Danmarks Fauna 77. Kobenhavn.
- KASULE, F. K. 1966. *The subfamilies of the larvae of Staphylinidae (Coleoptera) with keys to the larvae of the British genera of Steninae and Proteininae*. Trans. R. ent. Soc. Lond. 118: 261—283.
- 1968. *The larval characters of some subfamilies of British Staphylinidae (Coleoptera) with keys to the known genera*. Trans. R. ent. Soc. Lond. 120: 115—138.
- KOFLER, A. 1968. *Die Arten der Gattung Scaphisoma Leach aus Nord- und Osttirol*. Z. ArbGem. öst. Ent. 20: 39—43.
- 1970. *Die Arten der Gattung Scaphisoma Leach aus dem Landesmuseum Joanneum in Graz (Col., Scaphidiidae)*. Mitt. Abt. Zool. Bot. Landes-Mus. Joanneum 35: 55—60.
- LEACH, W. E. 1815. Artikel Entomology in Brewster, Edinburgh Encyclopaedia 9: 57—172.

- LINDROTH, C. H. 1960. *Catalogus Coleopterorum Fennoscandiae et Daniae*. Lund.
- LINNAEUS, C. 1758. *Systema Naturae*. Ed. 10, 1. Stockholm.
- 1761. *Fauna Svecica*. Ed. altera. Stockholm.
- LÖBL, I. 1963a. *Scaphosoma assimile* Erichson, selection of a lectotype and its relation to *Sc. curvistria* Reitter. *Biológia* 18: 704—705.
- 1963b. Eine neue Art der Gattung *Scaphosoma* Leach (Coleoptera, Scaphidiidae). *Reichenbachia* 1: 273—275.
- 1964a. *Scaphosoma corcyricum* sp. n., ein neuer Scaphidiide (Col.) aus Süd-Europa. *Annot. zool. bot. Bratislava* 1: 1—4.
- 1964b. *Scaphosoma balcanicum* Tam., eine neue Art der Gattung für die Fauna Mitteleuropas. *Acta Soc. ent. Českoslov.* 61: 71.
- 1964c. Nachträge zur geographischen Verbreitung einiger *Scaphosoma*-Arten (Col., Scaphidiidae). *Acta rec. natur. Mus. nat. slov.* 10: 49-50.
- 1964d. Eine neue mittelasiatische Art der Gattung *Scaphosoma* Leach (Col.). *Ann. Naturhistor. Mus. Wien* 67: 487-488.
- 1965a. Beitrag zur Kenntnis der japanischen Arten der Gattung *Scaphosoma* Leach (Scaphidiidae). *Ent. Bl.* 61: 44-58.
- 1965b. Eine neue Art der Gattung *Caryoscapha* Ganglbauer aus Japan (Col.). *Annot. zool. bot. Bratislava* 17: 1—3.
- 1965c. Bemerkungen zu einigen westpaläarktischen Scaphidiiden (Coleoptera). *Acta ent. bohemoslov.* 62: 334—339.
- 1965d. Zwei neue japanische Arten der Gattung *Scaphosoma* Leach. (Col., Scaphidiidae). *Annot. zool. bot. Bratislava* 23: 1—4.
- 1965e. A new species of *Scaphosoma* Leach (Coleoptera, Scaphidiidae) from Afghanistan. *Annls. hist. nat. Mus. natn. hung.* 57: 267—268.
- 1965f. Ergebnisse der Albanien-Expedition 1961 des Deutschen Entomologischen Institutes. 40. Beitrag. *Coleoptera: Scaphidiidae*. *Beitr. Ent.* 15: 731—734.
- 1966. Neue und interessante paläarktische Scaphidiidae aus dem Museum G. Frey (Col.). *Ent. Arb. Mus. Frey* 17: 129—134.
- 1967a. Neue und wenig bekannte paläarktische Arten der Gattung *Scaphosoma* Leach (Col., Scaphidiidae). *Acta ent. bohemoslov.* 64: 105—111.
- 1967b. *Scaphosoma balcanicum* Tamanini, 1954 (Col. Scaphidiidae) in Sweden. *Opusc. Ent.* 32: 8.
- 1967c. Über die europäischen Arten der *Scaphosoma agaricinum*-Gruppe (Col., Scaphidiidae). *Norsk. ent. tidsskr.* 14: 33—36.
- 1968. Beitrag zur Kenntnis der Scaphidiidae und Pselaphidae von Korea. *Ann. Zool. Warsawa* 25: 419—423.
- LUNDBLAD, O. 1952. Die schwedische *Scaphosoma*-Arten. *Ent. Tidskr.* 73: 27—32.
- MATTHEWS, A. 1888. Scaphidiidae, in *Biologia Centrali-Americana*, Voll. 2, Part 1: 158—181.
- MIWA, Y. & T. MITONO. 1943. Scaphidiidae von Japan und Formosa. *Trans. nat. Hist. Soc. Formosa* 33: 512—555 (japanisch).
- NAKANE, T. 1955. *Nihon no kôchu* (26) — (28) Scaphidiidae. *Shin-Konchu*, 8, 10: 54—57 (japanisch).
- PALM, T. 1959. Die Holz- und Rinden-Käfer der Süd- und Mittelschwedischen Laubbäume. *Opusc. Ent. Suplem.* 16: 1—374, 47 Taf.
- 1966. Anteckningar om svenska skalbaggar XVII. *Ent. Tidskr.* 87: 43—46.
- PANZER, G. W. F. 1793. *Fauna Insectorum Germanicae initia*. Heft. 12.
- PETZ, J. 1905. *Coleopterologische Notizen*. *Wien. ent. Ztg.* 24: 100.

- PIC, M. 1905. *Descriptions abrégées et notes diverses (4^e article)*. Échange 21: 129—131.
— 1905. *Captures diverses, noms nouveaux et diagnoses* (Coléoptères). Échange 21: 169—171.
— 1920. *Notes diverses, descriptions et diagnoses (Suite)*. Échange 36: 5—8.
— 1920. *Notes diverses, descriptions et diagnoses (Suite)*. Échange 36: 13.
— 1921. *Notes diverses, descriptions et diagnoses (Suite)*. Échange 37: 5—6.
- RAGUSA, E. 1892. *Coleopteri nuovi o poco conosciuti della Sicilia*. Natur. Siciliano 11: 253—256.
- REITTER, E. 1877. *Beiträge zur Käferfauna von Japan. (Drittes Stück)*. Dtsch. ent. Z. 21: 369—383.
— 1881: *Bestimmungs-Tabellen der europäischen Coleopteren*. III. Verh. zool. bot. Ges. 30: 41—88.
— 1885. *Coleopterologische Notizen*. X. Wien. ent. Ztg. 4: 81—83.
— 1887. *Neue Coleopteren aus Europa, den angrenzenden Ländern und Sibirien, mit Bemerkungen über bekannte Arten*. Dtsch. ent. Z. 31: 497—528.
— 1891. *Neue Coleopteren aus Europa, den angrenzenden Ländern und Sibirien, mit Bemerkungen über bekannte Arten*. Dtsch. ent. Z. 35: 17—36.
— 1898. *Analytische Uebersicht der Scaphosoma-Arten aus der palaearktischen Fauna*. Ent. Nachr. 24: 314—315.
- ROSSI, P. 1792. *Mantissa Insectorum, exhibens species nuper in Etruria collectas, adjectis faunae Etruscae illustrationibus ac emendationibus*. Pisa.
- SAHLBERG, J. 1889. *Enumeratio Coleopterorum brachelytrorum Fenniae II. Pselaphidae et Clavigeridae*. Acta. Soc. Fauna Flora fenn. 6: 1—152.
- STRAND, A. 1969. *Koleopterologiske bidrag XIV*. Norsk ent. tidsskr. 16: 17—22.
- TAMANINI, L. 1954. *Valore tassonomico degli organi genitali nel genere Scaphosoma e descrizione di una nuova specie*. Bull. Soc. ent. Ital. 84: 85—89.
— 1955. *Ricerche zoologiche sul Massiccio del Pollino. XIV. Coleoptera. 4. Catopidae, Lioididae, Scaphidiidae, Silphidae*. Ann. Inst. Mus. Zool. Univ. Napoli, 7, 11: 1—19.
— 1969a. *Gli Scaphidiidae del Museo civico di storia naturale di Verona e descrizione di una nuova specie*. Mem. Mus. Civ. Stor. Natur. Verona 16: 483—489.
— 1969b. *Gli Scaphidiidae del Museo Civico di Storia Naturale di Milano, con appunti sui caratteri specifici e descrizione di una nuova specie (Coleoptera)*. Atti Soc. ital. Sci. nat. 109: 351—379.
— 1969c. *Le due tribu' Scaphidiini e Scaphisomini vanno considerate a rango di famiglie a se' stanti (Coleoptera)*. Memorie Soc. ent. ital. 48: 129—137.
- VINSON, J. 1943. *The Scaphidiidae of Mauritius*. Mauritius Inst. Bull. 2: 177—209.



Sur quelques Poissons du sud de la Côte d'Ivoire

par

J. DAGET et P. DE RHAM

Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer et
Union Internationale pour la Conservation de la Nature

La plupart des poissons étudiés proviennent de localités du sud de la Côte d'Ivoire, en zone forestière. Ceux du bassin de l'Agnébi ont été capturés dans un petit marigot à proximité du village d'Attiengué par le Capitaine M. Debray, pharmacien attaché à l'O.R.S.T.O.M., qui expérimentait les propriétés ichthyotoxiques de l'écorce de *Turraeanthus africana* (Méliacée). Tous les autres sauf ceux de la lagune Ebrié qui ont été récoltés à Adiopodoumé par M. Jurado, ont été réunis par l'un des auteurs au cours de diverses missions de 1963 à 1970. Certains spécimens ont été déposés dans les collections du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris où ils figurent sous les numéros 1970-5 à 1970-29 et 1970-... à 1970-..., les autres au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Les premiers sont indiqués ci-dessous par la lettre P, les seconds par la lettre G.

1 — *Petrocephalus bovei* (Valenciennes 1846)

G. 3 ex. 43-61 mm, Kan à Kokondékro près de Bouaké.

2 — *Marcusenius brachyistius* Gill 1862

P. 3 ex. 77-115 mm, bassin de l'Agnébi.

La hauteur du corps est comprise 5 à 5,2 fois dans la longueur standard; 15(2)-16 rayons à la dorsale et 26-27(2) à l'anale.

3 — *Marcusenius kingsleyae* Günther 1896

P. 4 ex. 43-74 mm, bassin de l'Agnébi.

P. 1 ex. 50 mm, Banco.

Ces *Marcusenius* ont le corps plus court et moins de rayons à l'anale que l'espèce précédente; 15-16(2)-17(2) rayons à la dorsale et 21(4)-22 à l'anale. Le nombre de 15 rayons dorsaux sur un exemplaire ne doit pas être retenu pour fixer

les limites de variabilité intraspécifique, car il existe entre deux rayons consécutifs un espace double de celui qui sépare les autres rayons, indice de la disparition accidentelle ou tératologique d'un rayon. C'est la première fois que *Marcusenius kingsleyae* est signalé en Côte d'Ivoire et à l'ouest du « Dahomey gap ». On notera que les nombres de 16-17 rayons dorsaux et 21-22 rayons anaux se trouvent aux limites inférieures de variabilité dans l'aire de distribution normale de l'espèce, du Sud Nigéria à l'embouchure du Congo (Daget et Stauch, 1968).

4 — *Pellonula afzeliusi* Johnels 1954

G. 1 ex. 74 mm, lagune Ebrié à Adiopodoumé.

5 — *Alestes imberi* Peters 1852

P. 7 ex. 45-70 mm, Niouniourou, petit fleuve côtier entre le Sassandra et le Bandama, près de Gbagbam.

6 — *Alestes longipinnis* Günther 1864

G. 4 ex. 24-80 mm, bassin du Dodo.

G. 5 ex. 58-82 mm, Néro, sur la route vers le mont Klon.

7 — *Alestes rutilus* Boulenger 1916

G. 1 ex. 38 mm, Néro vers Bérébi.

8 — *Micralestes occidentalis* (Günther 1899)

G. 14 ex. 19-60 mm, Niouniourou.

9 — *Lepidarchus adonis* Roberts 1966

P. 9 ex. 15-21 mm, étang d'Azuretti.

P. 7 ex. 17-23 mm, affluent du Néro.

Cette espèce récemment décrite du sud-ouest du Ghana n'est pas rare en Côte d'Ivoire. Outre les deux localités dont proviennent les exemplaires cités, elle a été identifiée dans le cours inférieur du Dodo et à l'extrémité ouest du lac Bakré qui se termine en forêt marécageuse, sur le cordon littoral à l'ouest du canal de Vridi. On la rencontre toujours dans les eaux noires particulièrement fréquentes près de la côte et notamment sur le cordon littoral. Ces poissons vivent par petites bandes et recherchent l'ombre.

10 — *Nannocharax fasciatus* Günther 1867

P. 4 ex. 29-40 mm, Niouniourou.

11 — *Neolebias unifasciatus* Steindachner 1884

P. 2 ex. 23-24 mm, Lamto.

12 — *Varicorhinus wurtzi* (Pellegrin 1908)

P. 2 ex. 68-78 mm, Niouniourou.

- 13 — *Barbus waldroni* Norman 1945
P. 1 ex. 76 mm, Niouniourou. Un individu juvénile de 24 mm de longueur standard, et de même provenance, semble bien appartenir à la même espèce, assez commune en zone forestière ivoirienne.
- 14 — *Barbus punctitaeniatus* Daget 1954
G. 2 ex. 27-28 mm, Kan à Kokondékro près Bouaké.
- 15 — *Barbus trispilus* (Bleeker 1863)
P. 1 ex. 52 mm, Niouniourou près de Gbagbam.
G. 1 ex. 73 mm, Néro vers le Mont Klon.
G. 3 ex. 32-66 mm, bassin du Dodo.
- 16 — *Barbus ablakes* (Bleeker 1863)
P. 6 ex. 19-41 mm, ruisseau affluent du Gô sur la route de Grand Lahou entre Ekradon et Nzida.
G. 2 ex. 37-65 mm, bassin du Dodo.
G. 2 ex. 55-57 mm, près de Sassandra, route de San Pedro.
- 17 — *Barilius* sp.
P. 1 ex. 28 mm, Tabou. Cet exemplaire jeune était en trop mauvais état pour que nous ayons pu décider s'il s'agissait de *B. senegalensis* Steindachner 1870 ou de *B. nigeriensis* Daget 1959. Après dissection, nous avons compté 42 vertèbres.
- 18 — *Notoglanidium walkeri* Günther 1902
P. 3 ex. 32-72 mm, bassin de l'Agnébi. Cette espèce n'était connue que de la rivière Ibbi, au Ghana.
- 19 — *Doumea chappuisi* Pellegrin 1934
P. 2 ex. 52-58 mm, Tabou.
- 20 — *Amphilius atesuensis* Boulenger 1904
P. 9 ex. 29-56 mm, Tabou.
G. 1 ex. 58 mm, ruisseau, Mont Klon.
- 21 — *Heterobranchus isopterus* Bleeker 1863
P. 3 ex. 83-97 mm, route de Grand Lahou.
P. 1 ex. 120 mm, Néromer, rive gauche du Néro.
- 22 — *Clarias vandenhoutei* Poll 1941
G. 1 ex. 115 mm, route de San Pedro près de Sassandra.
G. 2 ex. 100-128 mm, ruisseau, Mont Klon.
- 23 — *Myrophis plumbeus* (Cope 1871)
P. 1 ex. 185 mm, lagune Ebrié à Adiopodoumé.

24 — *Epiplatys dageti* Poll 1953

G. 5 ex. 16-26 mm, Néro vers Bérébi.

P. 3 ex. 19-26 mm, Néromer.

25 — *Epiplatys chaperi* (Sauvage 1882)

P. 1 ex. 34 mm, bassin de l'Agnébi.

P. 8 ex. 22-39 mm, Lamto.

P. 19 ex. 12-33 mm, route de Grand Lahou.

26 — *Epiplatys fasciolatus* (Günther 1866)

G. 3 ex. 24-28 mm, bassin du Dodo.

G. 20 ex. 22-53 mm, ruisseau, Mont Klon.

27 — *Aphyosemion walkeri* (Boulenger 1911)

P. 17 ex. 21-50 mm, Lamto. Il s'agit de l'espèce signalée auparavant de Côte d'Ivoire sous le nom d'*Aphyosemion spurelli* (Boulenger 1913). Scheel (1968) a établi la synonymie des deux binoms; il a en outre montré que les *A. walkeri* (non Boulenger 1913) signalés des zones de savanes du Mali (Daget 1954) et de Haute Volta (Pellegrin 1934; Roman 1966) sont en réalité des *Fundulosoma thierryi* Ahl 1924. Un des exemplaires de Lamto, une femelle adulte, a 17 rayons à la dorsale et 18 à l'anale de sorte que, pour les populations ivoiriennes d'*A. walkeri*, les limites de variabilité sont D. 13-17 et A. 15-18.

28 — *Poropanchax manni* (Schultz 1942)

P. 10 ex. 15-19 mm, Néromer.

G. 31 ex. 11-20 mm, Néro vers Bérébi.

Malgré leur très petite taille, ces exemplaires comprennent des mâles adultes chez lesquels la dorsale et l'anale atteignent, rabattues, l'origine de la caudale. Les ventrales forment un filament extraordinairement long qui atteint, lui aussi, la base de la caudale. Nombres de rayons observés: 7-8 à la dorsale, 12-14 à l'anale, les nombres les plus fréquents étant 7-13. Il est certain que ces poissons appartiennent au groupe pour lequel Stenholt-Clausen (1967) a créé le genre *Poropanchax* et qui comprend au moins trois espèces: *Poropanchax normani* (Ahl 1928) [= *Aplocheilichthys gambiensis* Svensson 1933], *Poropanchax rancureli* (Daget 1965) et *Poropanchax macrophthalmus* (Meinken 1932) (= *Aplocheilichthys dispar* Gras 1961). L'un des auteurs (Daget, 1962) avait adopté le binom *Aplocheilichthys manni* (Schultz 1942) pour désigner une forme commune en Guinée, Sierra Leone et Liberia, forme très proche de l'espèce savanicole *P. normani* mais s'en distinguant par un nombre plus élevé de rayons à l'anale et par son habitat non soudanien. Les exemplaires de Néromer correspondent bien à cette forme que l'on trouverait par conséquent dans tout le secteur guinéo-libérien de la sous-région guinéenne occidentale, alors que *P. rancureli* se trouverait dans le secteur éburnéo-ghanéen et *P. normani* dans la région soudanienne. Toutefois il convient de signaler que

Stenholt-Clausen (1967) ne reconnaît pas valeur d'espèce à *Micropanchax macrurus manni* Schultz 1942 qu'il considère comme synonyme de *P. normani* (Ahl 1928). La systématique des Procatopodinae ivoiriens n'est donc pas encore définitivement au point.

29 — *Aplocheilichthys schiötzii* Scheel 1968

G. 8 ex. 20-26 mm, Kan à Kokondékro près Bouaké.

Il s'agit de l'espèce précédemment signalée de Côte d'Ivoire comme *Aplocheilichthys* cf. *macrurus* (Daget et Iltis, 1965, p. 207).

30 — *Afronandus sheljuzkhai* (Meinken 1954)

P. 1 ex. 32 mm, bassin de l'Agnébi.

P. 1 ex. 32 mm, bassin de l'Agnébi.

31 — *Hemichromis fasciatus* Peters 1857

P. 2 ex. 34-67 mm, Néromer.

G. 3 ex. 24-25 mm, bassin du Dodo.

32 — *Hemichromis bimaculatus* Gill 1862

G. 1 ex. 35 mm, bassin du Dodo.

33 — *Pelmatochromis guentheri* (Sauvage 1882)

G. 1 ex. 35 mm, bassin du Dodo.

34 — *Pelmatochromis ansorgii* Boulenger 1901

P. 2 ex. 58-78 mm, bassin de l'Agnébi. Il s'agit de l'espèce déjà signalée de Côte d'Ivoire sous le nom de *Pelmatochromis arnoldi* Boulenger 1912, la synonymie des deux binoms paraissant maintenant bien établie (Loiselle, 1970).

35 — *Tilapia melanopleura* Duméril 1859

G. 1 ex. 50 mm, bassin du Dodo.

36 — *Batanga lebretonis* (Steindachner 1870).

P. 1 ex. 40 mm, Néromer.

37 — *Eleotris senegalensis* Steindachner 1870

P. 1 ex. 31 mm, Néromer.

CONCLUSIONS

La faune des poissons d'eau douce de Côte d'Ivoire est loin d'être parfaitement connue puisque la présente collection permet d'ajouter cinq espèces à la liste de celles déjà signalées de ce pays (Daget et Iltis, 1965; Daget et Planquette, 1967). Ces espèces sont: *Marcusenius kingsleyae*, *Lapidarchus adonis*, *Notoglanidium walkeri*, *Myrophis plumbeus* et *Poropanchax manni*. Du bassin de l'Agnébi sont signalées pour la première fois: *Marcusenius kingsleyae*, *Notoglanidium*

walkeri, *Afronandus sheljuzkhai* et *Pelmatochromis ansorgii*. Le nombre des espèces continentales actuellement connues de ce bassin passe donc de 29 à 33. Du Banco est signalé pour la première fois *Marcusenius kingsleyae*; le nombre des espèces de ce cours d'eau passe donc de 11 à 12.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DAGET, J. et A. ILTIS. 1965. *Poissons de Côte d'Ivoire (eaux douces et saumâtres)*. Mém. IFAN, Dakar 74: xi+385 p.
- et P. PLANQUETTE. 1967. *Sur quelques poissons de Côte d'Ivoire avec la description d'une espèce nouvelle, Clarias lamottei n. sp. (Pisces, Siluriformes, Clariidae)*. Bull. Mus. nat. Hist. Nat., Paris, 39 (2): 278-281.
- et A. STAUCH. 1968. *Poissons d'eau douce et saumâtre de la région côtière du Congo*. Cah. O.R.S.T.O.M., Paris, sér. Hydrobiol. 2 (2): 21-50.
- LOISELLE, P. V. 1970. *The current status of the genus Pelmatochromis Hubrecht sensu lato*. Buntbarsche Bull. 20: 17-21.
- SCHEEL, J. J. 1968. *Rivulins of the Old World*. Jersey City, 480 p.
- 1968. *Description of a new species of Procatopodinae (Cyprinodontidae, Pisces) from Ghana, with remarks on the frontal patterns of scales and of neuro-masts in West African procatopodine species*. Rev. Zool. Bot. Afr. 78 (3-4): 277-283.
- STENHOLT-CLAUSEN H. 1967. *Tropical old world Cyprinodonts*. København, 64 p.
-

Untersuchungen über die Entwicklung des thorakalen Nerven-Muskel-Systems bei *Apis mellifica* L. (Hymenoptera)

von

Marianne SCHWAGER-HÜBNER

aus Thalwil

Mit 29 Abbildungen

INHALTSVERZEICHNIS

I. EINLEITUNG	808
II. MATERIAL UND METHODE	808
III. DER IMAGINALE DORSOLONGITUDINALE FLUGMUSKEL	809
A. <i>Anatomie</i>	809
B. <i>Histologie</i>	810
IV. DIE ENTWICKLUNG DES DORSOLONGITUDINALEN FLUGMUSKELS	814
A. <i>Anatomie</i>	814
B. <i>Histologie</i>	814
C. <i>Diskussion</i>	827
V. DIE ENTWICKLUNG DES ZWEITEN THORAKALGANGLIONS DER IMAGO.	830
A. <i>Die Lage des zweiten Thorakalganglions der Imago und die von ihm innervierten Organe</i>	830
B. <i>Die Verschmelzung der Ganglien während der Metamorphose.</i>	831
C. <i>Histologie</i>	833
1. <i>Histologie des Ganglions</i>	833
2. <i>Histologie der Konnektive</i>	836

3. Histologische Veränderungen in den sich verkürzenden Konnektiven	838
4. Histologische Veränderungen des Perilemms während der Metamorphose	839
5. Tracheen und Tracheolen in den Ganglien und in den Konnektiven .	841
D. Die Nerven der Ganglien	842
E. Diskussion	844
VI. ZUSAMMENFASSUNG	846
VII. LITERATURVERZEICHNIS	848

I. EINLEITUNG

Die Honigbiene ist eines der am besten untersuchten Insekten. Anatomie, Physiologie und Verhalten sind sehr genau bekannt (SNODGRASS, 1956; CHAUVIN, 1968). Kaum bearbeitet ist dagegen die Entwicklung der einzelnen Organe.

Im Rahmen von Studien über die Ontogenese von Nerven- und Muskelsystem bei Insekten wollten wir auch einen Vertreter der Hymenopteren untersuchen. Als Objekt wurde die Honigbiene gewählt, da das Material leicht in allen wünschbaren Stadien beschafft werden konnte. Zudem konnte dadurch in der Kenntnis von *Apis mellifica* eine Lücke geschlossen werden. Die Entwicklung der Flugmuskulatur wurde erst in einem sehr summarischen Ueberblick von OERTEL (1930) geschildert. Die elektronenmikroskopische Untersuchung von KOSHIHARA und MARUYAMA (1958) an *Apis* befasst sich nur in groben Zügen mit den Veränderungen der Feinstruktur des Flugmuskels während der Puppenperiode. Die Entwicklung des thorakalen Nervensystems scheint dagegen überhaupt noch nicht bearbeitet zu sein.

An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. H. NÜESCH, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit entstand, für sein stetes Interesse und die wertvollen Anregungen herzlich danken. Ferner danke ich den Herren H. POPPITZ und A. WIDMER für das Material, welches sie mir freundlicherweise zur Verfügung stellten.

II. MATERIAL UND METHODE

Für die Untersuchungen wurden Larven, Puppen und Imagines der Arbeiterin verwendet. Die Entwicklungsdauer der Arbeiterin vom frisch gelegten Ei bis zur Imago beträgt 21 Tage. In drei Tagen entwickelt sich aus dem Ei die Larve. Die Larvenperiode dauert acht Tage, gefolgt von einer zweitägigen Vorpuppenphase. Die Entwicklung der Imago in der Puppe dauert weitere acht Tage.

Alle verwendeten Tiere wurden kleinen Wabenstücken entnommen, die, aus einer Stockwabe herausgeschnitten, im Brutschrank bei 35° C und 60% Luftfeuchtigkeit gehalten wurden. Für die Untersuchungen der Muskulatur wurde mit dem Gemisch Bouin-Duboscq fixiert, für diejenigen des Nervensystems mit Alkohol-Formol-Eisessig (AFE). Das Material wurde im Abstand von 24 Stunden fixiert, über Alkohol, Benzol und Methylbenzoat entwässert und in Paraffin eingebettet. Die histologischen Präparate wurden mit Hämatoxylin-Heidenhain/Lichtgrün oder Hämalaun/Benzopurpurin gefärbt, Nervenschnitte auch nach Bodian. Die Schnittdicke beträgt 7 μ , bei nach Bodian gefärbten Präparaten 15 μ .

Die histologischen Zeichnungen fertigte ich mit einem Wild Zeichentubus an.

Die Altersbestimmung erfolgte soweit möglich nach DALY (1964); die jüngeren Stadien, welche in DALY's Tabelle nicht aufgeführt sind, wurden nach ihrer Grösse ungefähr klassiert.

III. DER IMAGINALE DORSOLONGITUDINALE FLUGMUSKEL

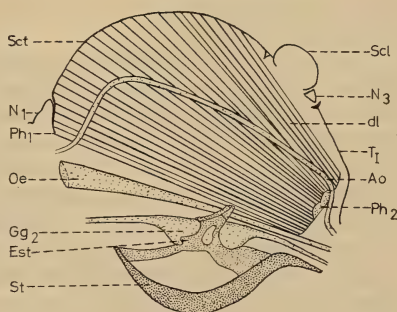
A. ANATOMIE

Der paarige dorsolongitudinale Flugmuskel (dl-Muskel) der Honigbiene liegt median im Mesothorax und füllt diesen zu einem grossen Teil aus (Abb. 1). Er wirkt als indirekter Vorderflügelsenker.

ABB. 1.

Thorax 2 + 3 einer Imago. Rechter dorsolongitudinaler Flugmuskel von der Medianseite her gesehen. Vergr. 12,5 \times

- Ao = Aorta
- dl = dorsolongitudinaler Flugmuskel
- Est = Endosternum Th. 2 + 3
- Gg₂ = 2. Thorakalganglion
- N = Notum
- Oe = Oesophag
- Ph = Phragma
- Scl = Scutellum Th. 2
- Sct = Scutum Th. 2
- St = Sternum Th. 2 + 3
- T₁ = Tergum des Propodeums.



Lateral des dl-Muskels befindet sich ein grosser dorsoventraler Flugmuskel (dv-Muskel), der dorsal am Scutum befestigt ist und sich etwas nach hinten zum Mesosternum erstreckt (Abb. 2). Dieser Flugmuskel wirkt als indirekter Vorderflügelheber.

Auf der Aussenseite des dv-Muskels befindet sich ein kleiner, fächerförmiger Muskel, welcher vom Episternum ausgehend mit einer schmalen Sehne an der

basalaren Platte der Vorderflügelbasis ansetzt. Nach SNODGRASS (1956) wirkt dieser Muskel wahrscheinlich beim Fliegen als zusätzlicher, direkter Flügelheber.

Im Metathorax fehlen dorsale Längsmuskeln, welche dem dl-Muskel des Mesothorax entsprechen. Der Hinterflügel besitzt also keinen eigenen Senkmuskel. Da Vorder- und Hinterflügel miteinander durch Haken verbunden sind, wird der Hinterflügel zusammen mit dem Vorderflügel gesenkt. Der dl-Muskel des Mesothorax senkt somit indirekt auch den Hinterflügel. Dagegen sind im Metathorax auf jeder Seite drei vertikale Muskeln zu finden, die ventral vom Metathoraxanteil des Endosternums ausgehen und dorsal am Metanotum ansetzen. Diese Muskeln

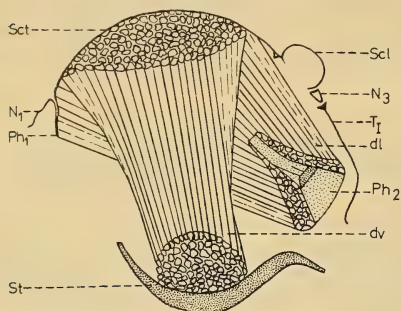


ABB. 2.

Thorax 2 + 3 einer Imago. Die linken indirekten Flugmuskeln. Vergr. 12,5×

dl = dorsolongitudinaler Flugmuskel

dv = dorsoventraler Flugmuskel

N = Notum

Ph = Phragma

Scl = Scutellum Th. 2

Sct = Scutum Th. 2

St = Sternum Th. 2 + 3

T_I = Tergum des Propodeums

wirken als Hinterflügelheber. Sie entsprechen also in ihrer Funktion dem dv-Muskel des Mesothorax.

Als vordere Insertionsstellen dienen dem dl-Muskel das erste Phragma und das Scutum des Mesothorax, von wo aus sich der dl-Muskel in caudaler Richtung abwärts zum zweiten Phragma, dem Postphragma, erstreckt (Abb. 1 und 2). Eine Gliederung des Muskels in verschiedene Faserbündel, wie dies zum Beispiel bei Lepidopteren der Fall ist, fehlt bei der Honigbiene.

Der dl-Muskel besteht im Mittel aus 97 Muskelfasern im Bereich von 88 bis 110, wie sich durch Auszählen von acht Muskeln verschiedener Tiere ergab.

Der dl-Muskel ist von einem Netz aus kleinen Luftsäcken und Tracheenästen umgeben. Von diesem Netz zweigen Tracheen ab, welche zwischen die Muskelfasern eindringen.

B. HISTOLOGIE

Der Flugmuskel der Honigbiene ist fibrillär. Die Fibrillen, welche den ganzen Querschnitt einer Muskelfaser ausfüllen, sind sehr dick, ihr Durchmesser beträgt ca. 1,5-3 μ . TIEGS (1955) konnte auf Grund verschiedener Untersuchungsmethoden feststellen, dass diese Fibrillen, welche er als „coarse fibrils“ bezeichnet, bei *Apis* aus acht bis zehn Myofibrillen aufgebaut sind. Diese Myofibrillen sind nach

TIEGS in eine amorphe Grundsubstanz eingebettet, welche die Myofibrillen zu einer strukturellen Einheit verbindet. Nach der Definition von TIEGS sind diese „coarse fibrils“ als Sarcostyle zu bezeichnen. Lichtmikroskopisch konnten in meinen Längs- und Querschnitten keine Myofibrillen innerhalb eines Sarcostyls gesehen werden, obwohl meine histologischen Präparate auf dieselbe Weise fixiert und gefärbt wurden wie diejenigen von TIEGS. Sowohl in den Arbeiten von MORISON (1928) und SNODGRASS (1956) als auch in den elektronenmikroskopischen Arbeiten von KOSHIHARA/MARUYAMA (1958) und HEROLD (1965) wird bei *Apis* keine derartige Gliederung der Sarcostyle erwähnt.

ABB. 3.

Längsschnitt durch eine Muskelfaser des dorsolongitudinalen Flugmuskels einer Imago. Nicht alle Sarcosomen angefärbt. Färbg. Hämatoxylin-Heidenhain/Lichtgrün.

H = Hensene Mittelscheibe

I = I-Band

Mk = Muskelkern

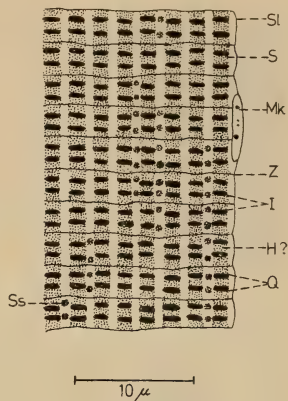
Q = Q-Band

S = Sarcostyl

Sl = Sarcolemm

Ss = Sarcosom

Z = Z-Membran.



Nach SNODGRASS (1956) sollten die Sarcostyle je von einer feinen Membran umhüllt sein. Auch MORISON (1928) hält es für wahrscheinlich, dass eine solche Membran vorhanden ist. In meinen Präparaten konnte ich die Sarcostylmembran jedoch nirgends beobachten.

Zwischen den zylindrischen Sarcostylen und vereinzelt auch im dünnen Sarcoplasma, das die Fibrillen umgibt und direkt unter dem Sarcolemm liegt, befinden sich längliche Muskelkerne (Abb. 3) über die ganze Muskelfaser verteilt. Diese Kerne sind, wie schon WIGGLESWORTH (1955) erwähnt, nur sehr schwer zu erkennen, ausser wenn sie direkt unter dem Sarcolemm liegen.

Zwischen den Sarcostylen sind stellenweise auch die Sarcosomen zu beobachten (Abb. 3 und 4a), die im Längsschnitt kugelig bis oval sind. Zwischen zwei Z-Membranen liegen immer zwei Sarcosomen. Abbildung 4a zeigt eine schematisierte Darstellung der Anordnung der Sarcosomen zwischen den Sarcostylen.

Die ganze Muskelfaser wird durch eine äusserst feine Plasmamembran, das Sarcolemm, umhüllt (Abb. 3), die auch TIEGS (1955) und HEROLD (1965) in seiner

elektronenmikroskopischen Untersuchung bei *Apis* beobachten konnten. Nach MORISON (1928) und SNODGRASS (1956) sollte jedoch bei der Biene ein Sarcolemm fehlen.

Der Durchmesser einer Muskelfaser beträgt etwa $95\ \mu$. Dies ist das arithmetische Mittel von 30 Messungen, wobei Extremwerte von $75\ \mu$ und $140\ \mu$ gefunden wurden (Abb. 12).

Das Auszählen der Sarcostyle von sieben Muskelfasern ergab im Mittel 1071 Sarcostyle im Bereich von 930 bis 1233. Die Sarcostyle sind in ihrer ganzen

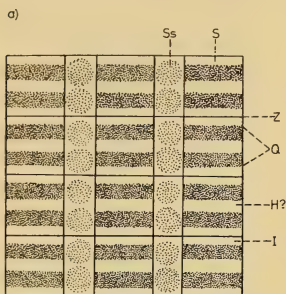


ABB. 4.

Schemata der Querstreifung des dorsolongitudinalen Flugmuskels. Imago. Vergr. ca. $400\times$

a) Ausschnitt aus einer Muskelfaser. Sarcostyle ohne Mesophragmata

b) Teil eines Sarcostyls mit Mesophragmata.

H = Hensensche Mittelscheibe

I = I-Band

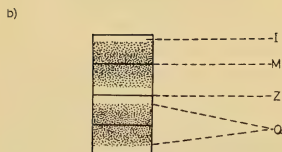
M = Mesophragma

Q = Q-Band

S = Sarcostyl

Ss = Sarcosom

Z = Z-Membran.



Länge in Abschnitte, die Sarcomere, unterteilt, deren Länge $2,5-3\ \mu$ beträgt (Abb. 3 und 4). Ein solches Sarcomer wird durch zwei dünne, schwarz angefärbte Membranen, die Telophragmata (Z), begrenzt, die sich quer durch die ganze Faser ziehen und am Sarcolemm ansetzen. Das dazwischen liegende dunkle Band (Q oder A) nimmt einen grossen Teil des Sarcomers ein und wird durch eine helle Zone (I) von den zwei Z-Membranen getrennt. Sehr häufig wird das Q-Band durch eine helle Scheibe (H?), auf die später noch genauer eingegangen wird, in zwei gleich grosse Abschnitte zerlegt (Abb. 3 und 4a). Oft fehlt aber diese helle Zone, in der Mitte des Q-Bandes ist dann das Mesophragma (M) als dunkel angefärbte, parallel zu den Telophragmata verlaufende Linie zu erkennen, welche das Sarcomer in zwei Hälften teilt und nur innerhalb der Sarcostyle festzustellen ist (Abb. 4b). Auch MORISON (1928) konnte bei der Biene eine helle Scheibe oder ein Mesophragma im Q-Band sehen. Er beobachtete jedoch die

M-Membran zum Teil auch innerhalb des hellen Bandes. Teilweise stellte er auch das Fehlen des Mesophragmas sowie der hellen Scheibe fest. Auch in meinen Präparaten sind vereinzelt Sarcomere zu finden, in deren Q-Band weder eine helle Scheibe noch eine M-Membran zu erkennen ist. Da es sich dabei jedoch stets um sehr stark angefärbte Q-Bänder handelt, ist nur die helle Scheibe mit Sicherheit auszuschliessen. Ob aber das Mesophragma tatsächlich auch fehlt, kann nicht eindeutig bestimmt werden, da möglicherweise auf Grund der intensiven Färbung die M-Membran und das Q-Band nicht mehr voneinander zu unterscheiden sind. Hingegen konnte ich nie eine M-Membran innerhalb der hellen Scheibe beobachten. Auch in der Arbeit von TIEGS (1955) werden bei *Apis* nur Q-Bänder erwähnt, welche entweder eine helle Zone oder eine M-Membran aufweisen. MORISON (1928) äussert die auch von JORDAN (1920 VI.) aufgestellte Vermutung, dass das Mesophragma nur bei einer bestimmten Streckung des Sarcostyls genügend entspannt sei, um überhaupt sichtbar zu werden, weist aber darauf hin, dass die M-Membran in vielen vermutlich kontrahierten Sarcostylen sichtbar bleibe.

Auch in elektronenmikroskopischen Arbeiten (KOSHIHARA/MARUYAMA, 1958 und HEROLD, 1965) finden sich Hinweise auf das Vorhandensein eines Mesophragmas im Flugmuskel von *Apis*.

Wie schon erwähnt, sind sehr häufig Sarcomere festzustellen, die kein Mesophragma erkennen lassen und deren Q-Band durch eine helle Scheibe in zwei gleich grosse Abschnitte zerlegt wird (Abb. 3 und 4a). MORISON (1928) vermutet, dass diese helle Scheibe bei der Biene aus der Kontraktion des Sarcomers resultiert und bezeichnet sie als Hensensche Mittelscheibe (H). Auch TIEGS (1955), der bei *Apis* sowie bei der Wildbiene *Halictus speculiferus* ebenfalls häufig anstelle des Mesophragmas eine helle Scheibe in den Q-Bändern beobachtete, zieht die Möglichkeit in Betracht, dass es sich hier um isometrisch kontrahierte Sarcostyle handelt. Nach TIEGS zeigen in Eiweiss eingelegte Sarcostyle des fibrillären Flugmuskels von *Halictus* eine stufenweise, irreversible und nicht dem natürlichen Kontraktionsvorgang entsprechende Verkürzung mit typischer Streifungsumkehr, weisen jedoch diese helle Zone in den Q-Bändern nicht auf. Aus diesem Grunde hält es TIEGS für wahrscheinlich, dass die häufig vorkommende helle Scheibe nicht mit der Kontraktion des Sarcostyls in Zusammenhang steht, sondern dass das Mesophragma nicht angefärbt wurde und so an dessen Stelle eine helle Zone zu beobachten ist. Worauf die Erscheinung der hellen Scheibe tatsächlich zurückzuführen ist, kann auf Grund meiner Untersuchungen ebenfalls nicht festgestellt werden. Auch Messungen der Sarcomerlängen lassen in dieser Beziehung keine Schlussfolgerungen zu. Sie ergaben nur unerhebliche Längenunterschiede (2,5-3 μ), welche alle innerhalb der normalen Längenstreuung der Sarcomere liegen. Das Fehlen erkennbar verkürzter Sarcostyle ist nach TIEGS (1955) ein charakteristisches Merkmal des fibrillären Flugmuskels. TIEGS schliesst mit Bestimmtheit aus, dass

durch elektrische oder chemische Reize bei diesem Muskeltyp eine wahrnehmbare Verkürzung der Sarcostyle bewirkt werden kann.

Zwischen den polygonalen Muskelfasern sind zahlreiche Tracheenäste zu sehen, welche, wie schon MORISON (1928) erwähnt, parallel zueinander und senkrecht zur Muskelfaser verlaufen. Sie liegen dicht den Muskelfasern an und verzweigen sich weiter zu Tracheolen. Stellenweise ist zu beobachten, wie solche Tracheolen in die Faser eindringen. Ihr Verlauf zwischen den Sarcostylen lässt sich jedoch nicht verfolgen.

IV. DIE ENTWICKLUNG DES DORSOLONGITUDINALEN FLUGMUSKELS

A. ANATOMIE

In der alten Larve verläuft die dl-Muskelanlage dorsal parallel zu der Längsachse des Körpers und erstreckt sich von der vorderen zur hinteren Segmentgrenze des zweiten Thorakalsegmentes. Die in Abbildung 5 wiedergegebene Figur aus der Arbeit von DALY (1964) entspricht genau den eigenen Beobachtungen. Der ganze Thorax ist prall mit Fettzellen gefüllt, welche die Flugmuskelanlagen vollständig umhüllen.

Die Gestalt der Bienenlarve verändert sich während der zweitägigen Vorpuppenzeit sehr stark: Am ersten Vorpuppentag lässt sich vorn und hinten am Mesothorax je eine Invagination feststellen, das erste und das zweite Phragma. Im Laufe der weiteren Entwicklung wächst das erste Phragma in den Mesothorax hinein und zieht einige vordere Muskelfaserenden mit. Die restlichen vorderen Faseransätze verteilen sich fächerförmig am sich aufwölbenden Mesoscutum; hinten zieht das in den Mesothorax einwachsende Postphragma die Muskelfaserenden mit sich nach ventral. Die endgültige imaginale Lage im Mesothorax erreicht der dl-Muskel am vierten Puppentag.

Die Muskelverlagerung ist mit einer Muskelverdickung (Abb. 12) und einer Zunahme der Muskellänge (Abb. 6) verbunden. Am fünften Puppentag hat der dl-Muskel seine definitive Länge von 4 mm erlangt. Anschliessend findet nur noch ein Dickenwachstum der Muskelfasern und somit des Muskels statt.

B. HISTOLOGIE

Die larvale Muskelfaser ist aus quergestreiften Myofibrillen zusammengesetzt, die von einer dicken Plasmaschicht, dem Sarcoplasma, umgeben sind. In diesem liegen verschieden grosse, meist runde oder ovale Larvalmuskelkerne.

Die ganze Muskelfaser ist von einem dünnen Häutchen, dem Sarcolemm, umgeben. An die Stelle dieses Larvalmuskels tritt später im zweiten Thorakalsegment der imaginale dl-Muskel. Schon in den jüngsten Larvenstadien lassen sich Myoblasten mit runden Kernen beobachten, welche in einer kleinen Gruppe an der Faseroberfläche des Larvalmuskels liegen. Im Laufe der Entwicklung nimmt die Anzahl der Myoblasten durch mitotische Teilungen stark zu, sie wandern zusammen mit Lymphocyten durch das Sarcolemm in das Sarcoplasma ein; von dort aus dringen die Myoblasten weiter in das Faserinnere vor. Hier vermehren

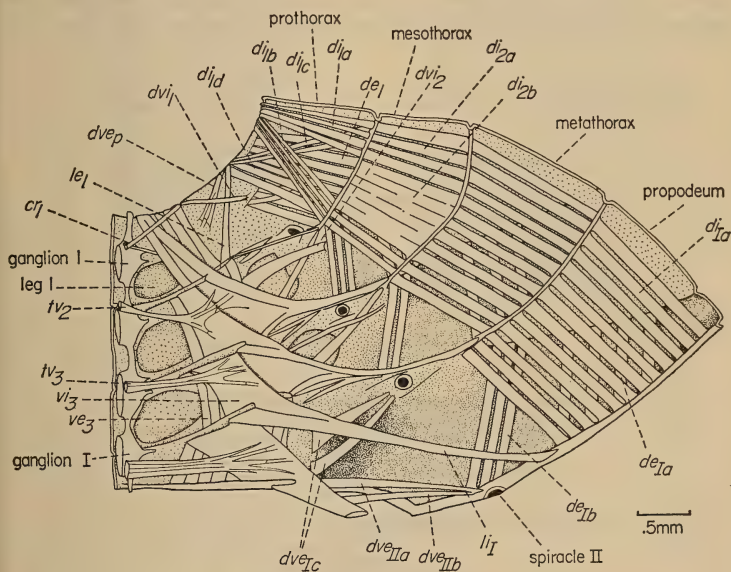


ABB. 5.

Thorax einer 7,5 Tage alten Larve. Rechte Seite aufgeklappt. DALY, 1964, S.15, ABB. 1.

- cr = gekreuzte Bänder
- de = äussere dorsale Schrägmuskeln
- di = innere dorsale Längsmuskeln
- di_{2b} = Anlage des dorsolongitudinalen Flugmuskels
- dve = äussere Dorsoventalmuskeln
- dvi = innere Dorsoventalmuskeln
- le = äussere laterale Schrägmuskeln
- li = innere laterale Schrägmuskeln
- tv = ventrale Quermuskeln
- ve = äussere ventrale Längsmuskeln
- vi = innere ventrale Längsmuskeln.

sich die freien Myoblasten durch mitotische Teilungen und schieben dadurch die Plasmamasse der Muskelfaser auseinander. Inzwischen wurde die Larvalmuskelfaser entdifferenziert, das heisst, die Myofibrillen wurden vollständig abgebaut. In der Muskelfaser entstehen durch das Eindringen der spindelförmigen Myoblasten Längsspalten, in denen sich die Myoblasten in der Faserlängsrichtung anordnen (Abb. 7). Mehrkernige Myoblasten, wie sie BLAUSTEIN (1930) bei *Ephestia kühniella* und EIGENMANN (1965) bei *Antheraea pernyi* beobachteten, sind bei *Apis* nicht zu finden.

In der ungefähr sechseinhalb Tage alten Larve zeigt sich folgendes Bild (Abb. 7): Die Aufspaltung der Larvalmuskelfaser ist regional verschieden weit fortgeschritten. Stellenweise sind lediglich schmale Ritzen zu sehen (Abb. 7a),

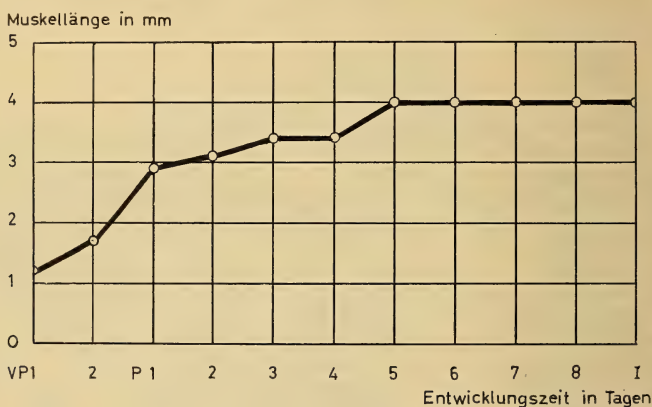


ABB. 6.

Zunahme der Länge des dorsolongitudinalen Flugmuskels während der Entwicklung.

I = Imago

P = Puppe

VP = Vorpuppe.

während an anderer Stelle breite Längsspalten mit mehreren Myoblasten beobachtet werden können (Abb. 7b). Ebenso ist in diesem Stadium das Sarcolemm in einigen Bereichen der Muskelfaser schon vollständig abgebaut, während es an anderen Stellen der Faser zwar noch vorhanden ist, aber doch keine zusammenhängende Membran mehr bildet. Unter dem Sarcolemm sind Lymphocyten zu finden, von denen sich einzelne in mitotischer Teilung befinden (Abb. 7b). Auch die periphere, dicke Sarcoplasmalage der Muskelfaser bildet in diesem Stadium keine durchgehende Schicht mehr; sie weist oft Lücken und Verklumpungen auf.

Stellenweise lassen sich sogar nur noch wenige Ueberreste des Plasmas finden. Offenbar werden Sarcolemm und peripheres Sarcoplasma vollständig abgebaut.

Nach OERTEL (1930) erfolgt der Abbau der Larvalorgane und -gewebe bei *Apis* nicht durch Phagocytose, sondern durch eine Histolyse ohne Mitwirkung

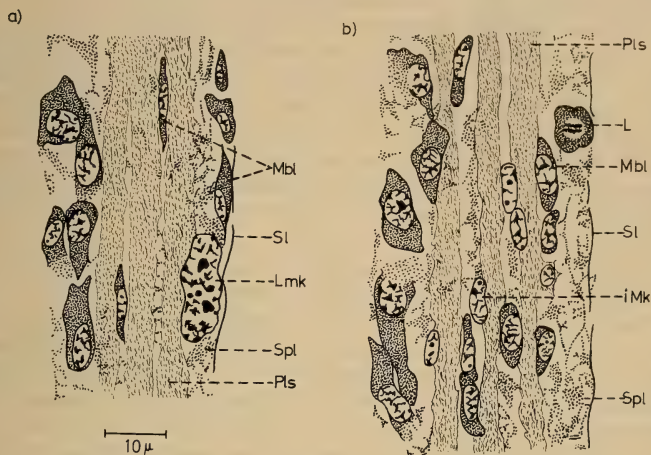


ABB. 7.

Längsschnitte durch zwei verschiedene Bereiche der in Aufspaltung begriffenen Larvalmuskelfaser. 6,5 Tage alte Larve. Färbg. Hämalaun/Benzopurpurin.

- a) Schmale Ritzen in der Larvalmuskelfaser.
b) Grosse Längsspalten in der Larvalmuskelfaser.

iMk = imaginaler Muskelkern
L = Lymphocyt (in mitotischer Teilung)
Lmk = Larvalmuskelkern
Mbl = Myoblast
Pls = Plasmastrang
Sl = Sarcolemm
Spl = Sarcoplasma.

von Lymphocyten. Dieser Feststellung entspricht meine Beobachtung, dass in den Blutzellen unter dem Sarcolemm, in dem in Abbau begriffenen Sarcoplasma, keine Vakuolen und Einschlüsse zu finden sind.

Die Larvalmuskelkerne der ungefähr sechseinhalb Tage alten Larve zeigen Veränderungen ihrer Lage und ihrer Gestalt: Sie liegen meist dicht dem mehrfach längsgespaltenen Sarcoplasma im Faserinneren an. Sie sind jetzt recht gross, etwas langgestreckt und weisen mehrere, verschieden grosse Nukleoli auf (Abb. 7a).

Leider konnte die Herkunft der Myoblasten nicht abgeklärt werden. Da schon in den jüngsten Larvenstadien einige Myoblasten an der Oberfläche der Larvalmuskelfaser zu finden sind, wäre es jedoch möglich, dass sie beim Aufbau des Larvalmuskels in Embryo und Larve übrig geblieben sind, um sich dann später an der Bildung des imaginalen dl-Muskels zu beteiligen.

Durch das weitere Vordringen der Myoblasten wird die Muskelfaser schliesslich in mehrere Plasmastränge von unterschiedlichem, meist jedoch kleinem Durchmesser zerlegt, in welchen keine Myofibrillen zu erkennen sind. Ungefähr in der siebeneinhalb Tage alten Larve scheint die Larvalmuskelfaser infolge dieses Vorganges ganz aufgespalten zu sein. Das Sarcolemm und das direkt darunterliegende periphere Sarcoplasma der Larvalmuskelfaser sind in diesem Stadium vollständig verschwunden. Die durch Aufspaltung der larvalen Muskelfaser entstandenen Plasmastränge bilden die Muskelfasern des imaginalen dl-Muskels (Abb. 8).

Wie eben dargestellt wurde, entsteht der imaginale dl-Muskel durch Umwandlung eines Larvalmuskels, er ist also ein Transformationsmuskel.

Nach OERTEL (1930) wird bei *Apis* die thorakale Larvalmuskulatur derart abgebaut, dass nur noch kleine Kerne zurückbleiben. Neben diesen Kernen stellte er auch zahlreiche spindelförmige Myoblasten fest, die sich dann kettenartig aneinanderlagern und unter Einschluss der kleinen Kerne die imaginalen dl-Muskelfasern bilden. Eine Beobachtung, welche dieser, leider nicht durch Bildbelege verdeutlichten Feststellung entspricht, ist jedoch anhand meiner Präparate nicht möglich. Es kann hier beobachtet werden, dass der imaginale dl-Muskel aus einem Larvalmuskel gebildet wird, der nicht vollständig histolysiert wird. Es findet lediglich eine Entdifferenzierung der Larvalmuskelfaser, ein Abbau des Sarcolemms und der darunterliegenden peripheren Sarcoplasmaschicht sowie eine gleichzeitige Aufspaltung der larvalen Muskelfaser statt.

Die zwischen den Plasmasträngen liegenden und sich durch Mitose vermehrenden Myoblasten lagern sich an die Plasmastränge an und verschmelzen mit diesen. Durch diese Verschmelzung werden die Plasmastränge verstärkt. Sie erhalten ferner dadurch Kerne, die als imaginale Muskelkerne zu bezeichnen sind. Nach der Verschmelzung sind die Muskelkerne und deren Chromatin stärker färbbar als zuvor in den freien Myoblasten.

In der erwachsenen, siebeneinhalb Tage alten Larve liegen die erwähnten imaginalen Muskelkerne im Längsschnitt häufig hintereinander auf der Faserausenseite (Abb. 8), eine Beobachtung, die HUFNAGEL (1918) auch schon bei *Hyponomeuta* gemacht hat. Ueberdies lassen sich in diesem Stadium in den Plasmasträngen vereinzelt auch grosse, den Larvalmuskelkernen entsprechende Kerne mit mehreren Nukleoli feststellen (Abb. 9a). Diese Kerne, welche in der ungefähr sechseinhalf Tage alten Larve in der peripheren, im Abbau begriffenen Sarcoplasmaschicht der Larvalmuskelfaser lagen, sind nun offenbar in die Plas-

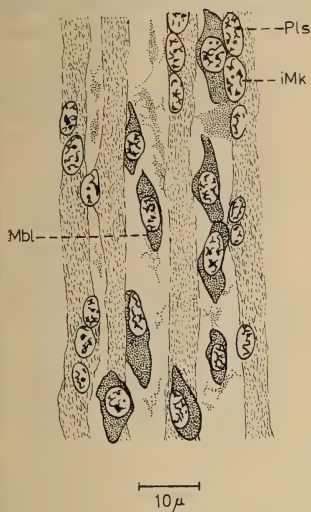


ABB. 8.

Längsschnitt durch einen Teil der Anlage des dorsolongitudinalen Flugmuskels.

7,5 Tage alte Larve. Färbg.

Hämalaun/Benzopurpurin.

iMk = imaginaler Muskelkern

Mbl = Myoblast

Pls = Plasmastrang.

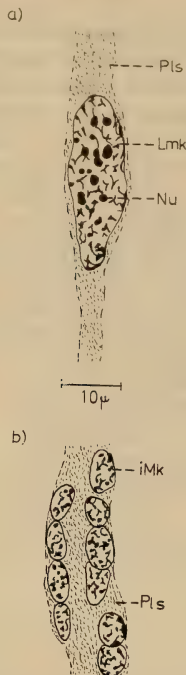


ABB. 9.

Längsschnitte durch Plasmastränge einer 7,5 Tage alten Larve. Färbg. Hämalaun/Benzopurpurin.

a) Plasmastrang mit einem Larvalmuskelkern.

b) Plasmastrang mit imaginalen Muskelkernen.

iMk = imaginaler Muskelkern

Lmk = Larvalmuskelkern

Nu = Nukleolus

Pls = Plasmastrang.

mastränge eingedrungen; sie scheinen sich dort durch Amitose in mehrere kleine Kerne aufzuteilen. Wenn auch hier unter diesen grossen Kernen keiner gefunden werden konnte, der sich eindeutig in amitotischer Teilung befindet, so sind doch stellenweise Gruppen von kleinen Kernen zu beobachten, welche den Myoblastenkernen sehr ähnlich sind (Abb. 9b). Die Kernmembran sowie auch das Chromatin dieser Kerne treten jedoch noch deutlicher hervor als bei den durch Verschmelzung von Myoblasten mit den Plasmasträngen entstandenen imaginalen Muskelkernen. Die grossen Kerne sind in den nächstfolgenden Stadien vollständig verschwunden.

Im Laufe des Verschmelzungsprozesses von Myoblasten und Muskelfaser wächst der Faserdurchmesser und die Anzahl der Kerne wird grösser. Die kleinen, ursprünglich runden bis ovalen imaginalen Muskelkerne ändern allmählich ihre Gestalt, indem sie sich in die Länge strecken und sich dann auf amitotischem Wege

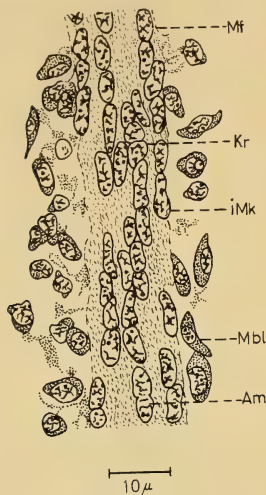


ABB. 10.

Längsschnitt durch eine Muskelfaser des dorsolongitudinalen Flugmuskels.

1. Vorpuppentag. Färbg.

Hämalaun/Benzopurpurin.

Am = Amitose

iMk = imaginaler Muskelkern

Kr = Kernreihe

Mbl = Myoblast

Mf = Muskelfaser.



ABB. 11.

Längsschnitt durch die Oberfläche einer Muskelfaser des dorsolongitudinalen Flugmuskels.

1. Puppentag. Färbg.

Hämatoxylin-Heidenhain/Lichtgrün.

Mbl = Myoblast

Mf = Muskelfaser.

teilen (vgl. Abb. 10 und 13). Auf diese Weise vergrößert sich die Kernmenge nochmals stark.

Mitotische Kernteilungen erfolgen nur in den freien, noch nicht mit den Muskelfasern verschmolzenen Myoblasten. Innerhalb der Muskelfasern dagegen teilen sich die Kerne stets amitotisch; es konnte hier keine einzige Mitose gefunden werden.

Am ersten Vorpuppentag, das heisst zwei Tage vor der Verpuppung, sind die länglichen Muskelkerne schon recht dicht gelagert (Abb. 10). Durch die amitotischen Kernteilungen entstehen Kernreihen mit mehreren Kernen (Abb. 10).

Parallel zu diesen sind nun in Hämatoxylin-Heidenhain/Lichtgrün gefärbten Präparaten die Anlagen der Sarcostyle als feine Strukturen im Plasma zu erkennen, was genau der Feststellung von EIGENMANN (1965) bei *Antheraea pernyi* entspricht. Diese Strukturen werden durch kleine, tröpfchenartige Granula gebildet, welche kettenartig hintereinander liegen und miteinander verbunden sind. Aus diesen Anlagen entwickeln sich die am zweiten Puppentag deutlich erkennbaren Sarcostyle. Die hier beobachteten Granulaketten werden in der elektronenmikroskopischen Arbeit von KOSHIHARA und MARUYAMA (1958), die sich allerdings auf die Puppenstadien von *Apis* beschränkt, nicht erwähnt.

In diesem Stadium, dem ersten Vorpuppentag, sind zwischen den Muskelfasern vereinzelte vakuolisierte Lymphocyten anzutreffen.

Die Muskelkerne der einen Tag alten Puppe sind auf Grund der vielen amitotischen Teilungen kleiner und schmäler als früher. In diesem Stadium können jedoch immer noch zahlreiche Amitosen und lange Kernreihen beobachtet werden. Zwischen den Muskelfasern sind beinahe keine freien Myoblasten mehr zu sehen; diese liegen meist dicht den Faseroberflächen an, indem sie eine Art Hülle bilden (Abb. 11). Sie verschmelzen dann später mit den Muskelfasern. Die am ersten Vorpuppentag erwähnten vakuolenhaltigen Lymphocyten zwischen den Muskelfasern sind in diesem Stadium zahlreicher.

Bis zum ersten Puppentag haben sich die Muskelfasern auf ihrer ganzen Länge ungefähr gleichmässig verdickt (Abb. 12), der Faserdurchmesser ist im Mittel von 30 Messungen von $12,5\ \mu$ (erster Vorpuppentag) bis zu $21,5\ \mu$ angewachsen. Dieses gleichmässige Dickenwachstum wird am zweiten Puppentag unterbrochen: Der mittlere Faserabschnitt ist hier stärker entwickelt als die übrigen Teile. So weisen z.B. die mittleren Abschnitte, welche die Nervenendigungen enthalten, einen mittleren Durchmesser von $39,2\ \mu$ auf, während die restlichen Teile im Mittel nur $23,5\ \mu$ dick sind. In den mittleren Faserabschnitten sind wesentlich mehr Muskelkerne zu beobachten als in den unverdickten Bereichen. Es können dort viele Amitosen und Kernreihen gefunden werden (Abb. 13). An der Oberfläche des verdickten Faserabschnittes sind zahlreiche Myoblasten festzustellen, während sie im Bereich der unverdickten Abschnitte nur vereinzelt zu beobachten sind. Am zweiten Puppentag finden die letzten mitotischen Myoblastenteilungen statt.

Der Durchmesser der mittleren Abschnitte der Muskelfasern hat sich am dritten Puppentag im Vergleich zum Vortag kaum verändert (Abb. 12). Dagegen haben sich jetzt die übrigen, vorher schmalen Abschnitte auf etwa $39\ \mu$ verdickt, so dass die Muskelfasern in diesem Stadium auf ihrer ganzen Länge wieder einen ungefähr gleichen Durchmesser aufweisen, der von nun an bis zur Imago überall gleichmässig zunimmt. Mit diesem Dickenwachstum beginnen die Muskelfasern voneinander zu rücken. Vereinzelte Fettzellen liegen nun am dritten Puppentag zwischen den Fasern, während die letzten Myoblasten mit den Fasern verschmol-

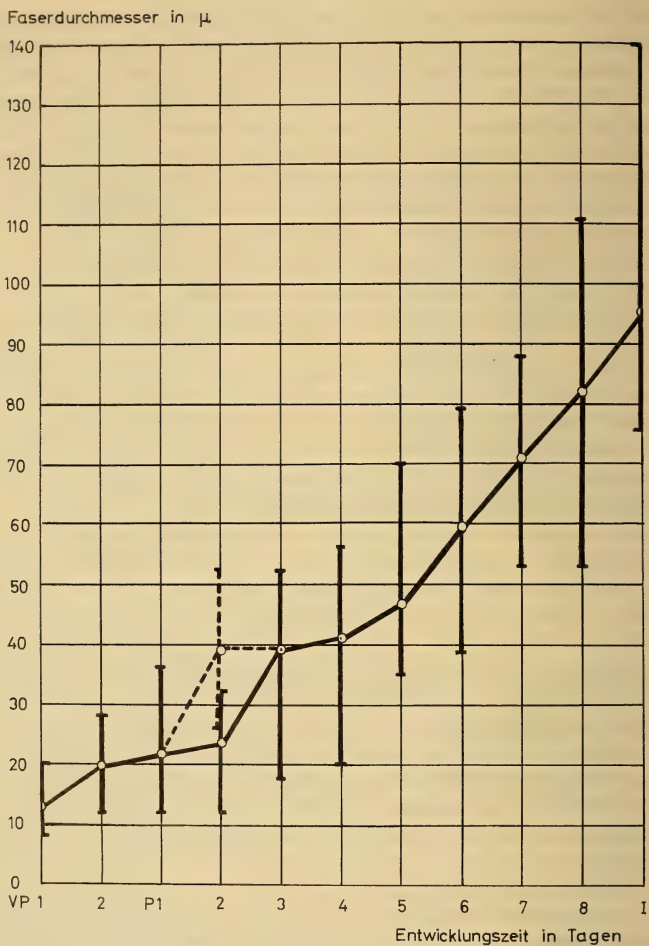


ABB. 12.

Zunahme des Durchmessers der Muskelfaser während der Entwicklung.
 Arithmetisches Mittel von 30 Messungen und Variationsbreite. Der obere Wert am 2.
 Puppentag betrifft den mittleren, verdickten Muskelfaserabschnitt. Der untere Wert
 bezieht sich auf die unverdickten, oberen und unteren Faserabschnitte.

I = Imago
 P = Puppe
 VP = Vorpuppe.

zen sind. Die Fettzellen wandern von aussen zwischen die Muskelfasern ein, ein Vorgang, den auch DALY (1964) bei *Apis* beobachtet hat. Mit dem Eindringen der Fettzellen nimmt auch die Anzahl der vakuolisierten Lymphocyten zu. Diese

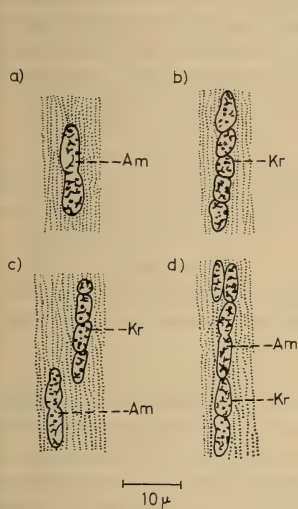


ABB. 13.

Kernreihen und Amitosen. 2. Puppentag.

Färbg. Hämalaun/Benzopurpurin.

a) Kern in Amitose.

b) Kernreihe mit 5 Kernen.

c) Kernreihe mit 4 Kernen und Amitose.

d) Kernreihe mit 4 Kernen und Amitose.

Am = Amitose

Kr = Kernreihe.

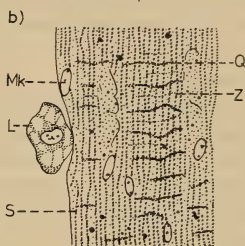
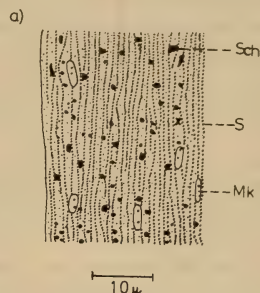


ABB. 14.

Längsschnitte durch zwei verschiedene Bereiche einer Muskelfaser des dorsolongitudinalen

Flugmuskels. 4. Puppentag. Färbg.

Hämatoxylin-Heidenhain/Lichtgrün.

a) Schollen zwischen den Sarcostylen.

b) Erste Anzeichen der Querstreifung.

L = Lymphocyt mit Vakuolen

Mk = Muskelkern

Q = Q-Band

S = Sarcostyl

Sch = Scholle

Z = Z-Membran.

sind teilweise sehr nahe bei den Fettzellen oder den Muskelfasern zu finden (vgl. Abb. 14b), sie besitzen nun häufig dunkle Einschlüsse in den Vakuolen. Die gleichen vakuolenhaltigen Blutzellen beobachtete auch LOTMAR (1945) bei der Metamorphose des Bienendarmes. Auch sie fand diese Lymphocyten häufig dicht an die einzelnen Fettzellen oder an die Darmmuskulatur angelagert, wenn die larvale Muskulatur durch Histolyse verschwunden war. Mit dem Erscheinen

der Fettzellen im dl-Muskel treten innerhalb der Muskelfasern dunkle Schollen auf (vgl. Abb. 14a), welche den Vakuoleneinschlüssen der Lymphocyten entsprechen. Die Vakuolen der an die Muskelfasern angelagerten Blutzellen sind oft optisch leer (vgl. Abb. 14b). Die vakuolisierten Lymphocyten scheinen aus den Fettzellen Aufbaustoffe aufzunehmen, die sie zu den Verbrauchsorganen, den Muskelfasern, transportieren, in welchen diese Stoffe in Form der erwähnten Schollen in Erscheinung treten. LOTMAR (1945) bezeichnet diese Lymphocyten denn auch als „Aufbauleukozyten, die als eine Art zusätzlicher Transportorgane wirken“.

Die von mir beobachteten Lymphocyten sind keinesfalls am Abbau des Sarcolemms und des darunterliegenden peripheren Sarcoplasmas der Larvalmuskelfaser beteiligt, da sie erst vom ersten Vorpuppentag an, das heisst, erst vom beginnenden Aufbau des Imaginalmuskels an festgestellt werden können. Ihre Anzahl nimmt von da an stetig zu.

Am dritten Puppentag lässt sich stellenweise an den Muskelfasern ein feines Häutchen, das Sarcolemm, beobachten. Infolge der grossen Feinheit des Sarcolemms konnte der genaue Zeitpunkt der Entstehung dieser Membran nicht bestimmt werden.

Im Laufe der Entwicklung vergrössert sich auch die Masse der Fettzellen zwischen den Muskelfasern durch Zuwanderung weiterer Zellen. Sie erreicht am vierten Puppentag ihr grösstes Ausmass. Die einzelnen Fettzellen sind in diesem Stadium zu kettenartigen Gebilden zusammengedrückt. Die vakuolisierten Lymphocyten sind hier ebenfalls noch zahlreicher geworden. Sie liegen immer noch dicht den Fettzellen oder den Muskelfasern an und enthalten meistens dunkle Einschlüsse. Die Muskelfasern besitzen nun kleine, schmale Kerne, die in Reihen zwischen den Sarcostylen liegen und oft auch an der Faserperipherie zu finden sind. Zwischen den Sarcostylen sind immer noch dunkle Schollen vorhanden (Abb. 14a). An einigen Stellen jedoch sind diese beinahe vollständig verschwunden; hier lassen sich auch die ersten Anzeichen der Querstreifung erkennen, was vermuten lässt, dass ein Teil des wahrscheinlich vom Fettkörper stammenden Materials zum Aufbau der Sarcostyle und deren Differenzierung benötigt wird. Die Anlage der Querstreifung zeigt sich stellenweise in zwei alternierenden, verschieden stark angefärbten, etwa zickzackförmigen Querlinien, stellenweise ist auch erst eine dieser Querlinien vorhanden (Abb. 14b). Die dunkle, deutlich sichtbare Querlinie stellt die erste Andeutung der Z-Membran des Sarcomers dar. Das Q-Band hingegen ist nur sehr schwach angefärbt oder fehlt noch. Die Anlage der Z-Membran tritt somit etwas vor derjenigen des Q-Bandes auf, was der Beobachtung von JORDAN (1920 VII), bei *Vespa* entspricht. Das Mesophragma (M) ist hier noch nicht zu erkennen.

Wie bei *Antheraea pernyi* (EIGENMANN, 1965) treten auch bei *Apis* die ersten Anzeichen der Querstreifung nur an bestimmten Stellen der Muskelfaser auf. Im

Gegensatz zu *Ephestia kühniella* (BLAUSTEIN, 1936) kann auch hier nicht von einem plötzlichen Vorhandensein der Querstreifung gesprochen werden.

Erst am nächstfolgenden Tag, dem fünften Puppentag, ist die ganze Muskelfaser quergestreift. Das Q-Band ist nun überall zu erkennen. In diesem Stadium lassen sich drei verschiedene Entwicklungsstufen der Querstreifung beobachten. Diese Entwicklungsstufen sind in Abbildung 15a-c schematisiert dargestellt:

- a) Die Z-Membran stellt eine knötchenförmige Verdickung des Sarcostyls dar, die sich stärker anfärbt als das knötchenartige Q-Band, das nur einen kleinen Teil des Abschnittes zwischen zwei Z-Membranen einnimmt.
- b) Die Z-Membranen sind nun als feine Querstriche innerhalb des Sarcostyls zu erkennen. Das Q-Band beginnt sich in der Sarcostyllängsrichtung zu strecken und färbt sich stärker an als in dem unter a) beschriebenen Stadium.
- c) Die Z-Membranen bilden auch hier einen feinen Querstrich innerhalb des Sarcostyls. Der Q-Abschnitt hat sich in der Längsrichtung des Sarcostyls gestreckt, so dass er einen grossen Teil des Sarcomers einnimmt.

In diesem Stadium sind auch Sarcostyle zu beobachten, deren langgestreckte Q-Bänder durch eine helle Scheibe (H?) in zwei gleich grosse Abschnitte zerlegt werden (Abb. 15d), wie dies schon für die Imago (S. 813) beschrieben wurde. Ein Mesophragma (M) ist jedoch noch nirgends zu erkennen, auch nicht in Sarcomeren, in deren Q-Band eine helle Scheibe fehlt. Auch diese Beobachtung vermag nicht zu klären, worauf die Erscheinung der hellen Scheibe im Q-Band beruht (vgl. S. 813). Auf den ersten Blick könnte man das Auftreten des hellen Bandes vor dem Entstehungstag des Mesophragmas als Hinweis dafür betrachten, dass es sich bei dieser Erscheinung doch um die Hensensche Mittelscheibe (H) handelt, die aus der Kontraktion des Sarcomers resultiert und nicht um eine helle Zone, die darauf zurückzuführen ist, dass das Mesophragma nicht angefärbt wurde. Es ist allerdings auch möglich, dass die in diesem Stadium gefundene helle Scheibe dadurch entsteht, dass sich das Q-Band auf Grund eines weiteren Entwicklungsschrittes in zwei gleich grosse Abschnitte gliedert, wobei sich zwischen diesen eine helle Zone bildet, an deren Stelle im Laufe der weiteren Entwicklung das Mesophragma entsteht. Würde sich dies auf Grund elektronenmikroskopischer Untersuchungen als Tatsache erweisen, so stellte Abbildung 15d die vierte Entwicklungsstufe der Querstreifung dar.

Die Fettzellen zwischen den Muskelfasern sind in diesem Stadium weniger dicht gelagert. Die vakuolisierten Lymphocyten hingegen sind noch sehr zahlreich und weisen immer noch dunkle Einschlüsse auf, während innerhalb der Muskelfasern die dunklen Schollen nun vollständig verschwunden sind.

Am sechsten Puppentag kann die am Vortag beschriebene Entwicklungsstufe a) der Querstreifung nicht mehr beobachtet werden. Es sind nur noch die

Stufen *b)* und *c)* zu finden. Auch in diesem Stadium sind häufig Sarcostyle anzutreffen, deren Sarcomere eine helle Scheibe im Q-Band aufweisen. Das Mesophragma ist noch nirgends zu beobachten. Die Anzahl der Fettzellen hat

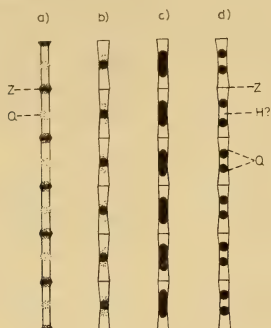


Abb. 15

Schematisierte Darstellung von Sarcostylen.

5. Puppentag. Vergr. ca. 300×

a—c) Verschiedene Entwicklungsstufen der Querstreifung.

d) Sarcostyl mit heller Zone in der Mitte der Q-Bänder.

H = Hensensche Mittelscheibe

Q = Q-Band

Z = Z-Membran.

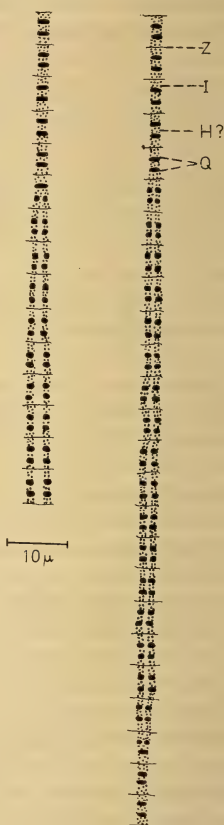


Abb. 16.

Sarcostyllängsteilung. 8. Puppentag. Färbg.

Hämatoxylin-Heidenhain/Lichtgrün.

H = Hensensche Mittelscheibe

I = I-Band

Q = Q-Band

Z = Z-Membran.

wiederum etwas abgenommen, und die einzelnen Zellen sind ein wenig kleiner. Die Lymphocyten mit den immer noch viele grosse Einschlüsse enthaltenden Vakuolen sind jetzt noch zahlreich. Sie liegen auch hier meistens noch dicht den Fettzellen oder den Muskelfasern an.

Am siebten Puppentag sind nur noch Sarcomere zu beobachten, deren Q-Band einen grossen Teil des Abschnittes zwischen zwei Telophragmata ein-

nimmt. In diesem Stadium tritt das Mesophragma (M) auf. Auch elektronenmikroskopisch konnte die M-Membran erst am siebten bis achten Puppentag nachgewiesen werden (KOSHIHARA und MARUYAMA, 1958). Lichtmikroskopisch ist das Mesophragma wie bei der Imago (vgl. S. 812 und Abb. 4) nur in Q-Bändern zu beobachten, die keine helle Scheibe enthalten. Auch an diesem Tag sind sehr häufig Sarcomere zu finden, die kein Mesophragma aufweisen und deren Q-Band durch eine helle Scheibe in zwei Abschnitte zerlegt wird. Zwischen die Muskelfasern sind nun vereinzelte Tracheen eingewachsen.

Am achten Puppentag ist die Querstreifung vollständig ausdifferenziert. Es zeigt sich nun das Bild des imaginalen dl-Muskels: Die Z-Membran ist jetzt nicht mehr auf die einzelnen Sarcostyle beschränkt, sondern zieht sich als feine dunkle Linie quer durch die ganze Muskelfaser bis zum Sarcolemm und verbindet so die einzelnen Sarcostyle miteinander, während das Q-Band und das Mesophragma nur innerhalb der Sarcostyle festzustellen sind. Auch in diesem Stadium ist das Mesophragma nur in Q-Bändern zu sehen, in welchen eine helle Scheibe fehlt. Es befinden sich nun nur noch vereinzelte, sehr kleine Fettzellen zwischen den Muskelfasern. Vakuolisierte Lymphocyten mit Einschlüssen sind jetzt ebenfalls nur noch selten anzutreffen. Zahlreiche Tracheenäste liegen zwischen den Muskelfasern, umschliessen diese aber noch nicht so eng wie in der Imago.

In den dicker werdenden Muskelfasern vermehren sich die Sarcostyle stark durch Längsteilungen, was auch EIGENMANN (1965) bei den Myofibrillen des Flugmuskels von *Antheraea pernyi* feststellte. Sie spalten sich in ihrer Längsrichtung auf, so dass aus einem Muttersarcostyl zwei Tochtersarcostyle entstehen (Abb. 16), welche sich nach der Aufspaltung wieder verdicken. Diese Längsteilungen sind in älteren Puppenstadien sehr deutlich sichtbar. In früheren Stadien waren sie wegen der Feinheit der Sarcostyle nicht zu erkennen.

C. DISKUSSION

Zu teilweise ganz anderen Ergebnissen als den hier vorliegenden kam OERTEL (1930) in seiner Arbeit über die Metamorphose der Muskeln bei *Apis*. Er spricht von einem vollständigen Abbau der thorakalen Larvalmuskeln, nach deren Verschwinden nur noch eine grosse Masse Myoblasten und kleine Kerne im Thorax vorhanden sein sollen. Da OERTEL Kerne, jedoch kein umgebendes Plasma erwähnt, sollte es sich hier vermutlich um isolierte Kerne handeln. Meines Erachtens ist dies aber unwahrscheinlich, da diese Kerne, wie OERTEL's Darstellungen zu entnehmen ist, nicht zugrunde gehen, sondern in die Imaginalmuskelanlage aufgenommen werden, indem sich die Myoblasten in der Folge kettenartig hintereinander ordnen und dann unter Einschluss der kleinen Kerne miteinander verschmelzen. Dadurch entstehen kernhaltige Plasmastränge, welche von weiteren Myoblasten umgeben sind. Im Gegensatz dazu ergibt sich aus den

hier gemachten Beobachtungen ganz eindeutig, dass der imaginale dl-Muskel aus einem Larvalmuskel gebildet und nicht vollständig neu aufgebaut wird. Dabei bildet sich der dl-Muskel durch eine Entdifferenzierung der Larvalmuskelfaser und durch den Abbau ihres Sarcolemms und ihres peripheren Sarcoplasmas, welches die während der Entdifferenzierung abgebauten Myofibrillen umhüllte. Gleichzeitig dringen Myoblasten in die Muskelfaser ein und zerlegen diese in mehrere Plasmastränge, wobei die Larvalmuskelkerne in das Innere dieser in Entstehung begriffenen Plasmastränge einwandern. Während der ganzen dl-Flugmuskelentwicklung lässt sich kein Stadium finden, in dem, wie nach den Angaben von OERTEL, nur Myoblasten und kleine Kerne zu finden sind, sondern es sind nach der eindeutig erkennbaren Aufspaltung der Larvalmuskelfaser immer Myoblasten zusammen mit Plasmasträngen anzutreffen.

OERTEL hat offenbar die von ihm angenommene Histolyse der thorakalen Larvalmuskeln nicht im einzelnen untersucht, seine Untersuchungen beginnen, wie seinen Darlegungen zu entnehmen ist, erst in einem Stadium, in dem der Larvalmuskel nicht mehr in seiner ursprünglichen Form vorhanden ist. Seinen Aussagen über den vollständigen Abbau der Larvalmuskeln im Thorax kann somit nur der Wert von Vermutungen beigemessen werden. Er schliesst aus dem Umstand, dass er in diesem Stadium an Stelle der Larvalmuskeln lediglich noch Myoblasten und kleine Kerne beobachten kann, auf eine vollständige Histolyse der Larvalmuskeln, von welchen nur noch die erwähnten kleinen Kerne zurückbleiben sollen.

Da OERTEL seinen Untersuchungen keine Abbildungen über die Flugmuskelentwicklung beigelegt hat, kann leider nicht festgestellt werden, worauf sich dieser Widerspruch zwischen meinen Beobachtungen und den Untersuchungsergebnissen von OERTEL zurückführen lässt.

Zu Resultaten, die in vielen Punkten den hier an *Apis* gemachten Beobachtungen entsprechen, gelangte PÉREZ (1910) in seiner Untersuchung zur Entwicklung der fibrillären Flugmuskeln von *Calliphora erythrocephala* (*Diptera*). Auch bei *Calliphora* wird der imaginale Flugmuskel nicht vollständig neu aufgebaut; er entsteht hier ebenfalls aus einem Larvalmuskel, der wie bei *Apis* entdifferenziert und durch eindringende Myoblasten in Plasmastränge zerlegt wird. Das Sarcolemm und das periphere Sarcoplasma der Larvalmuskelfaser werden bei *Calliphora* ebenfalls abgebaut. Ferner vermehren sich hier die Myoblasten entsprechend den Beobachtungen bei *Apis* stark durch mitotische Teilungen und verschmelzen darauf mit den Plasmasträngen. PÉREZ beobachtete überdies auch, dass sich die von den Myoblasten stammenden Kerne in den Plasmasträngen nur noch amitotisch teilen und auf diese Weise Kernreihen bilden. Somit zeigt sich bei *Calliphora* dieselbe Reihenfolge der zwei Kernteilungsarten wie bei *Apis*. Im Unterschied zu *Apis* sind hingegen bei *Calliphora* die grossen Larvalmuskelkerne zum Teil noch in der Imago vorhanden, sie scheinen sich während der Flugmuskelentwicklung nur

vereinzelte in kleine Kerne zu teilen, während sie sich bei der Biene nur in jungen Stadien, bis ungefähr am achten Larventag finden und sich von da an alle amitotisch in kleine Kerne aufteilen.

Bei der Muskelentwicklung von *Vespa* (Hymenoptera) wird nach JORDAN (1920 VII.) der fibrilläre Flugmuskel im Unterschied zu *Apis* durch spindelförmige Myoblasten vollständig neu aufgebaut. Die Myoblasten entstammen den Imaginalscheiben und teilen sich ausschliesslich amitotisch. Mitotische Teilungen konnte JORDAN während der ganzen Flugmuskelentwicklung nicht feststellen. Die Myoblasten von *Vespa* verschmelzen an ihren zugespitzten Enden miteinander und bilden so die imaginalen Muskelfasern, wobei die durch Amitose stark vermehrten Kerne die gleichen Kernreihen bilden wie bei *Apis*. Bei beiden Objekten treten während der Differenzierung der Sarcostyle die Z-Membranen vor dem Q-Band auf.

Eine teilweise ähnliche Entwicklung wie bei der Biene beobachtete BREED (1903) bei *Thymalus marginicollis* (Coleoptera). Nach BREED wird bei der Entwicklung der fibrillären Flugmuskeln von *Thymalus* der imaginale Muskel nicht vollständig neu aufgebaut, sondern er entsteht wie bei *Apis* aus einem sich in der Längsrichtung aufteilenden Larvalmuskel. Wie dort verschwinden hier in einem frühen Längsteilungsstadium das Sarcolemm und das periphere Sarcoplasma der larvalen Muskelfaser. Ferner verschwinden bei *Thymalus* ebenfalls die Fibrillen; es findet auch hier eine Entdifferenzierung der Larvalmuskelfaser statt. Ueberdies teilen sich die grossen Larvalmuskelkerne wie bei der Biene amitotisch zu Kernreihen. BREED findet bei *Thymalus* keine Myoblasten, dagegen Trachealzellen, die in ihrer Gestalt den Myoblasten sehr stark gleichen und sich von diesen lediglich durch Ursprung und Bestimmung unterscheiden. Sie lösen sich während der Faserlängsteilung von Tracheenendigungen ab und vermehren sich durch mitotische Teilungen.

Bei der Biene erscheinen während des Aufbaues des dl-Muskels Lymphocyten mit optisch leeren Vakuolen zwischen den Muskelfasern. Am dritten Puppentag dringen auch Fettzellen zwischen die Fasern ein, während gleichzeitig die Zahl der vakuolisierten Lymphocyten stark zunimmt. Es bestehen nun verschiedene Anhaltspunkte für die Vermutung, dass diese Lymphocyten Aufbaustoffe für die Differenzierung der Muskelfaser von den Fettzellen zu den Fasern transportieren. So enthalten die zuvor optisch leeren Vakuolen der Blutzellen nach dem Auftreten des Fettkörpers zwischen den Muskelfasern dunkle Einschlüsse. Gleichzeitig treten in den Muskelfasern den Vakuoleneinschlüssen der Blutzellen entsprechende Schollen auf, die in den vorangegangenen Stadien nicht beobachtet werden konnten. Ferner fällt auf, dass diese mit Einschlüssen versehenen Lymphocyten oft dicht den Fettzellen und Muskelfasern anliegen. Vereinzelt sind allerdings auch Blutzellen mit optisch leeren Vakuolen zu finden. Es handelt sich hier möglicherweise um Lymphocyten, welche das von ihnen transportierte Material bereits an

die Muskelfasern abgegeben haben. Die dunklen Schollen in den Muskelfasern sind in den Regionen, in denen die ersten Anzeichen einer Querstreifung am vierten Puppentag auftreten, bereits im Verschwinden begriffen und können am fünften Puppentag, an dem die Querstreifung überall vorhanden ist, nirgends mehr angetroffen werden. Dies spricht für die Annahme, dass es sich bei den dunklen Schollen in den Muskelfasern um gespeicherte Aufbaustoffe handelt, welche für die Differenzierung der Sarcostyle benötigt und dann während dieses Prozesses aufgebraucht werden. Der Transport von Aufbaustoffen geht jedoch weiter, da die immer noch dicht den Fettzellen und Muskelfasern anliegenden Lymphocyten weiterhin zahlreiche dunkle Einschlüsse in den Vakuolen enthalten, welche anscheinend nicht mehr in den Muskelfasern gespeichert, sondern nun während der Entwicklung der Querstreifung fortlaufend abgebaut werden. Ein letzter Anhaltspunkt für die Annahme eines Transportes von Aufbaustoffen durch die Lymphocyten bei der Sarcostyldifferenzierung kann darin gesehen werden, dass mit Erreichen des imaginalen Zustandes der Querstreifung am achten Puppentag der Fettkörper beinahe vollständig abgebaut ist und nur noch vereinzelte vakuolisierte Lymphocyten zwischen den Muskelfasern zu finden sind.

Dieselben vakuolisierten Lymphocyten, wie sie in der vorliegenden Arbeit beobachtet wurden, hat LOTMAR (1945) bei der Metamorphose des Bienendarmes gefunden. Sie schreibt diesen Blutzellen, welche dort auch dicht der Darmmuskulatur und den Fettzellen anliegen, ebenfalls eine Transportfunktion zu.

VI. DIE ENTWICKLUNG DES ZWEITEN THORAKALGANGLIONS DER IMAGO

A. DIE LAGE DES ZWEITEN THORAKALGANGLIONS DER IMAGO UND DIE VON IHM INNERNIERTEN ORGANE

Das grosse zweite Thorakalganglion der Biene liegt im Mesothorax zwischen den das Ganglion dorsal und ventral umspannenden bogenartigen Teilen der verschmolzenen Endosterna des Meso- und des Metathorax (Abb. 1). Es innerviert die beiden Flügelpaare, das mittlere und das hintere Beinpaar, die Muskeln des Meso- und des Metathorax und des Propodeums, das dem ersten Abdominalsegment der Larve entspricht. Ebenso innerviert dieses Ganglion das erste hinter der Einschnürung liegende, morphologisch zweite Abdominalsegment. Der Innervationsbereich weist darauf hin, dass dieses Ganglion durch Verschmelzung der zwei hinteren Thorakal- und der ersten beiden Abdominalganglien der Larve entstanden ist.

B. DIE VERSCHMELZUNG DER GANGLIEN WÄHREND DER METAMORPHOSE

In der jungen Larve liegen alle Thorakal- und Abdominalganglien getrennt in ihren Segmenten (Abb. 17a), es sind also drei Thorakal- und acht Abdominalganglien vorhanden.

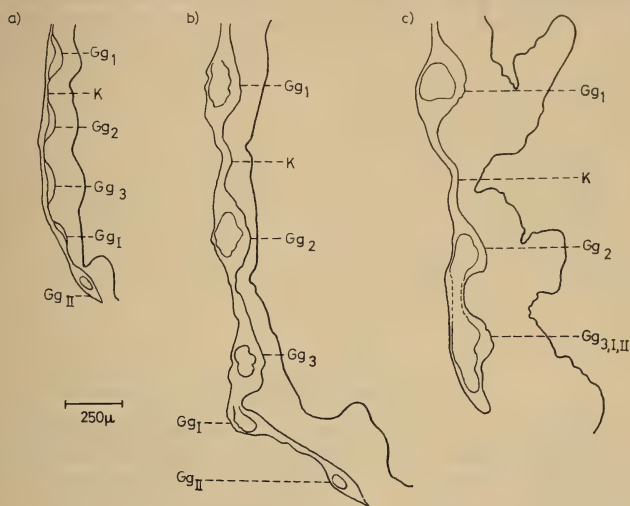


ABB. 17.

- Sagittalschnitte durch die ventrale Ganglienkeite. Färbg. Bodian.
 a) Teil der unverkürzten ventralen Ganglienkeite der jungen Larve.
 b) Verschmelzung der Ganglien. 1. Vorpuppentag.
 c) Verschmelzung der Ganglien. 2. Vorpuppentag.

Gg₁ = 1. Thorakalganglion
 Gg_I = 1. Abdominalganglion
 K = Konnektiv.

In der ungefähr sechseinhalb Tage alten Larve lässt sich eine sehr schwache Verkürzung und Verdickung der zwei Konnektive zwischen dem dritten Thorakal- und dem ersten Abdominalganglion feststellen.

Am achten Larventag liegt das erste Abdominalganglion im dritten Thorakalsegment. Gleichzeitig ist auch das zweite Abdominalganglion nach vorne in das erste Abdominalsegment gerückt.

Am ersten Vorpuppentag sind die Konnektive zwischen dem zweiten und dritten Thorakal- und dem ersten und zweiten Abdominalganglion ungefähr gleich stark verkürzt, während die zwei Konnektive zwischen dem dritten Thorakal-

und dem ersten Abdominalganglion wesentlich kürzer und dicker sind (Abb. 17b). Das erste Abdominalganglion liegt, etwas in ventraler Richtung abgebogen, sehr nahe beim dritten Thorakalganglion. Das zweite Abdominalganglion befindet sich immer noch im ersten Abdominalsegment.

Am zweiten Vorpuppentag sind das dritte Thorakal- und das erste und zweite Abdominalganglion äusserlich miteinander verschmolzen, die Grenze ist jedoch

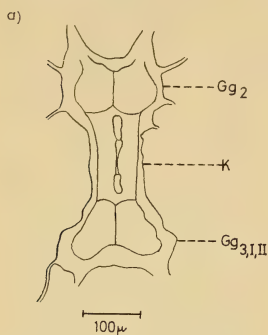
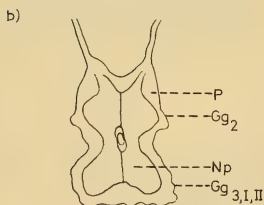


ABB. 18.

Frontalschnitte durch die verschmelzenden Ganglien.
Färbg. Bodian.

- a) Verschmelzung der Ganglien. 1. Puppentag.
b) Ganglien zum 2. imaginalen Thorakalganglion verschmolzen. 2. Puppentag.

Gg_2 = 2. larvales Thorakalganglion
 Gg_1 = 1. larvales Abdominalganglion
 K = Konnektiv
 Np = Neuropilem
 P = Perikaryenschicht.



noch sichtbar (Abb. 17c). Der durch diese Verschmelzung entstandene Ganglienkomples ist nach vorne gerückt und liegt nun nahe dem zweiten Thorakalganglion im zweiten Segment des Thorax. Die zwei dazwischen liegenden Konnektive sind kurz und dick, jedoch noch gut zu erkennen.

Am ersten Puppentag liegen das zweite Thorakalganglion und der durch Verschmelzung entstandene Ganglienkomples noch näher beieinander, sind aber noch deutlich durch kurze und dicke Konnektive voneinander getrennt (Abb. 18a). Das dritte Thorakal- und das erste und zweite Abdominalganglion sind nun vollständig miteinander verschmolzen, so dass nur noch die Nervenzahl auf die zusammengesetzte Natur schliessen lässt.

Am zweiten Puppentag liegen die drei miteinander verschmolzenen Ganglien so nahe beim zweiten larvalen Thorakalganglion, dass man das Ganze als ein Ganglion betrachten kann (Abb. 18b und vgl. Abb. 29). Das zweite imaginale

Thorakalganglion setzt sich nun aus vier Larvalganglien zusammen. Eine vollständige Verschmelzung findet jedoch zwischen dem zweiten Larvalganglion des Thorax und dem daran anschliessenden Ganglienkomplex (Th. 3 + A. 1 + A. 2) nicht statt, so dass das zweite imaginale Thorakalganglion aus zwei schwach voneinander abgrenzbaren Abschnitten besteht, was besonders deutlich im Neuropilem zu erkennen ist (Abb. 18b).

Auf eine kurze Formel gebracht, lässt sich die Reihenfolge der Ganglienverschmelzung wie folgt zusammenfassen:

$$\begin{array}{l}
 \text{Gg: Th. 2} + \text{Th. 3} + \text{A. 1} + \text{A. 2} \\
 \quad \downarrow \\
 \text{Th. 2} + (\text{Th. 3} + \text{A. 1}) + \text{A. 2} \\
 \quad \downarrow \\
 \text{Th. 2} + (\text{Th. 3} + \text{A. 1} + \text{A. 2}) \\
 \quad \downarrow \\
 (\text{Th. 2} + \text{Th. 3} + \text{A. 1} + \text{A. 2}) = \text{Th. 2 imaginale}
 \end{array}$$

C. HISTOLOGIE

1. Histologie des Ganglions

Das Ganglion setzt sich aus der äusseren Zellmasse, der Perikaryenschicht, und der inneren Fasermasse, dem Neuropilem, zusammen. In den jungen Larvenstadien ist das Neuropilem relativ klein, was wahrscheinlich damit zusammenhängt, dass in den frühen Entwicklungsstadien nur wenige Moto- und Assoziationsneurone vorhanden sind, die einen Stammfortsatz besitzen, der in das Neuropilem eindringt.

In den Larvenstadien sind vier verschiedene Zelltypen zu unterscheiden, nämlich Gliazellen, Neuroblasten, Motoneurone und Assoziationsneurone. Vom ersten Vorpuppentag an lassen sich keine Neuroblasten mehr feststellen. Von diesem Stadium an sind also nur noch differenzierte Zellen vorhanden.

Die Gliazellen, welche als Stützelemente dienen, sind schon in den jungen Larvenstadien in kleiner Anzahl in der Perikaryenschicht, nahe dem Neuropilem zu finden. In der Puppe und in der Imago liegen kleine Gliazellen hüllenartig, ein- oder mehrschichtig um die Fasermasse (Abb. 19). Sie trennen das Neuropilem von der Perikaryenschicht. Diese Gliazellen werden in der Arbeit von LAMPARTER (1966) über die Waldameise als Faserhüllglia bezeichnet. Bei *Apis* ist der Plasmakörper dieser Zellen zu erkennen, doch lässt er sich meist nicht klar abgrenzen, während die Kernmembran deutlich hervortritt. Die Kerne, welche einen oder mehr Nukleoli und körnchenartig angeordnetes Chromatin aufweisen, sind von unterschiedlicher Form. Sie sind meistens rund bis oval, teilweise jedoch länglich

(Abb. 19). Im Laufe der postembryonalen Entwicklung wachsen die Gliakerne. Vom vierten Puppentag an sind auch im Neuropilem solche Faserhüllgliazellen anzutreffen, deren Plasmakörper nicht erkennbar ist (vgl. Abb. 19). Zwischen den Ganglienzellen in der Perikaryenschicht sind keine kleinen Gliazellen zu finden.

Einige Autoren erwähnen im Bienenhirn (RISLER, 1954), in den Ganglien von *Rhodnius prolixus* (WIGGLESWORTH, 1959) und in den Konnektiven von

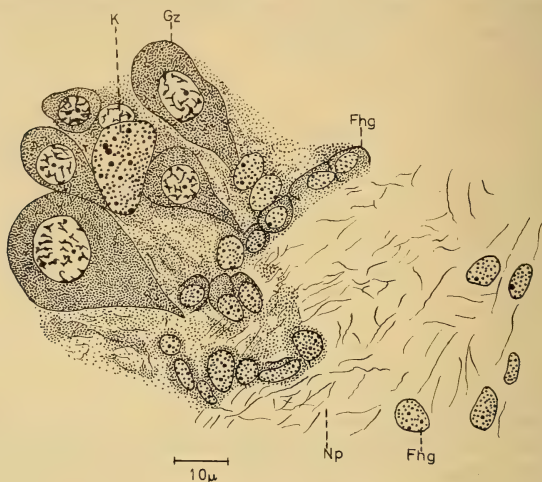


ABB. 19.

Ausschnitt aus dem 2. Thorakalganglion. Frontalschnitt. 6. Puppentag. Färbg. Bodian.

Fhg = Faserhüllglia

Gz = Ganglienzelle

K = Riesenglia- oder Tracheolenkerne

Np = Neuropilem.

Galleria mellonella (PIPA und WOOLEVER, 1964) sogenannte Riesengliakerne, welche sich von den anderen Gliakernen durch ihre Grösse unterscheiden. In den Ganglien der Larven, der Puppen und der Imago von *Apis* sind oft grosse Tracheolenkerne zu beobachten (vgl. Abb. 26), welche in ihrer Struktur sehr den Gliakernen gleichen und in deren Nähe Tracheen oder Tracheolen sichtbar sind (vgl. S. 841). In der Perikaryenschicht zwischen den Ganglienzellen und teilweise direkt unter dem Perilemm oder nahe beim Neuropilem sind nun ausser diesen Tracheolenkernen weitere, zum Teil sehr grosse, gliaartige Kerne zu finden (vgl. Abb. 19), welche von unterschiedlicher Form sind, neben denen aber weder Tracheen noch Tracheolen zu beobachten sind. In diesem Falle lassen sich diese Kerne nicht mit Sicherheit der einen oder anderen Kernart zuordnen. Sie können

ebenso gut Tracheolen- wie auch Riesengliakerne sein. LAMPARTER (1966) beschreibt jedoch in seiner elektronenmikroskopischen Arbeit in der Perikaryenschicht der Waldameise Gliazellen, deren Kerne zum Teil beträchtlich grösser sind als diejenigen der Faserhüllglia und die er als Perikaryenhüllglia bezeichnet. Dies spricht für die Annahme, dass wohl einige der hier bei *Apis* gefundenen grossen Kerne auch Perikaryenhüllgliakerne, also Riesenglia- und nicht Tracheolenkerne sind.

Die Neuroblasten, aus welchen sich die Neurone entwickeln, besitzen ein längliches Perikaryon (Abb. 20b). Der im Verhältnis zum Zytoplasma recht grosse, ovale Kern enthält einen Nukleolus und relativ locker angeordnetes Chromatin. Die Neuroblasten vermehren sich während der Larvenperiode durch mitotische Teilungen. Ein Plasmafortsatz fehlt.

Das Perikaryon der Motoneurone (Abb. 20a) ist oft birnenförmig, zum Teil aber auch infolge der dichten Zellagerung deformiert; es besitzt einen langen Stammfortsatz. Diese Zellen sind von unterschiedlicher Grösse. Häufig können sehr grosse Exemplare gefunden werden (Abb. 20a). Der Zytoplasmaanteil ist bei den Motoneuronen im Verhältnis zum Kern sehr gross. Der deutlich abgegrenzte Kern ist rund und besitzt einen Nukleolus, das Chromatin ist relativ locker angeordnet. Die Motoneurone, die in kleiner Anzahl schon in den jungen Larven zu finden sind, vermehren sich durch Neubildung aus Neuroblasten und wachsen während der Entwicklung zum Teil recht beträchtlich.

Die Assoziationsneurone verbinden als Schalt- und Verbindungsneurone sensible und motorische Neurone innerhalb des Zentralnervensystems miteinander. Sie sind klein und meistens rund oder manchmal auch polygonal. Sie besitzen im Verhältnis zum Kern einen kleinen Zytoplasmaanteil (Abb. 20c). Diese Neurone, von welchen ebenfalls ein langer Plasmafortsatz ausgeht, enthalten einen runden Kern mit einem Nukleolus und eine dichte Chromatinanordnung. In den jungen Larvenstadien sind nur wenige Assoziationsneurone vorhanden, während sie in den späteren Larvenstadien durch Neubildung aus Neuroblasten zahlreicher sind.

Das ganze Ganglion wird von einer Hülle, dem Perilemm, umgeben, das sich bei der jungen Larve (Abb. 21a) wie bei der Imago (Abb. 21b und c) aus

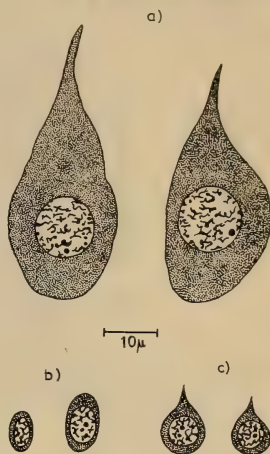


ABB. 20.

- Ganglienzellen. Färbg. Bodian.
 a) Motoneurone (6. Puppentag).
 b) Neuroblasten (6,5 Tage alte Larve).
 c) Assoziationsneurone (6. Puppentag).

einer einschichtigen Zellage, dem Perineurium, und aus der nach SCHARRER (1939) von diesen Zellen nach aussen hin gebildeten Membran, der Neurallamelle, zusammensetzt.

In den jungen Larvenstadien sind die Perineuriumzellen flach und langgestreckt und besitzen einen länglichen Kern, der parallel der Längsachse des Ganglions liegt (Abb. 21a). Die Neurallamelle ist sehr dünn. Fibrillen innerhalb dieser Membran, wie sie WIGGLESWORTH (1959) bei *Rhodnius prolixus* und PIPA und WOOLEVER (1964) bei *Galleria mellonella* feststellten, sind hier nicht zu beobachten.

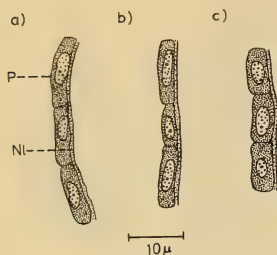


ABB. 21.

Längsschnitte durch das Perilemm der Ganglien. Färbg. Bodian.

b) und c) Imago.

a) Junge Larve

NI = Neurallamelle

P = Perineurium.

Die Perineuriumzellen des zweiten Thorakalganglions der Imago weisen nicht alle dieselbe Form auf: Stellenweise sind sie flach, während sie anderenorts etwas höher sind (Abb. 21b und c). Die Perineuriumzellen im Bereich der Konnektivansätze cranial und caudal am Ganglion sind zum Teil beinahe kubisch; sie besitzen hier keinen länglichen, sondern einen fast runden Kern. Die Neurallamelle weist ungefähr die gleiche Dicke auf wie in den jungen Larvenstadien und lässt auch hier keine Fibrillen feststellen.

Die Kerne der Perineuriumzellen sind den Gliakernen sehr ähnlich. Sie enthalten teilweise zwei oder mehr Nukleoli und eine

ebenfalls körnchenartige Anordnung des Chromatins. SCHARRER (1939) vermutet, dass diese Zellen Bindegewebezellen, also mesodermal sind. Dagegen hält es WIGGLESWORTH (1959) für möglich, dass die Perineuriumzellen von Gliazellen abstammen, welche dazu spezialisiert wurden, das Ganglion mit einer schützenden, nährenden und Stoffe absondernden Hülle zu versehen.

Im Neuropilem lassen sich zwei mächtige, parallel verlaufende Faserstränge erkennen. Es sind Konnektivfasern, welche das Ganglion in der Längsrichtung durchlaufen. Die zwei Faserstränge werden durch zahlreiche Querverbindungen, die Kommissuren, miteinander verbunden.

2. Histologie der Konnektive

In den unverkürzten, paarigen Konnektiven der Larven sowie in den Konnektiven der Puppen und der Imago liegen die feinen Nervenfasern gerade ausgestreckt und dicht nebeneinander (Abb. 22). Auch in den Konnektiven sind Gliazellen, die Schwannschen Zellen, zu finden, welche als Stützelemente dienen und deren Plasmakörper gegen benachbarte Zellen keine deutliche Grenze

aufweist. In den jüngsten Larvenstadien sind nur wenige Schwannsche Zellen vorhanden; im Verlauf der weiteren Entwicklung vergrößert sich ihre Anzahl. Mitotische Teilungen dieser Zellen können in meinen Präparaten jedoch nicht beobachtet werden. Bei den Larven sind die Schwannschen Kerne meistens rund bis oval, teilweise auch länglich, während sie bei den Puppen und der Imago

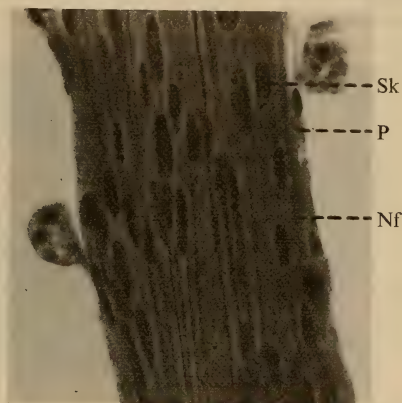


ABB. 22.

Längsschnitt durch ein Konnektiv. 6. Puppentag.

Färbg. Bodian. Vergr. 680×

Nf = Nervenfaser

P = Perineurium

Sk = Schwannscher Kern.

recht schmal und langgestreckt sind (Abb. 22). Im Laufe der Entwicklung nehmen sie an Grösse zu.

Auch in den Konnektiven sind vereinzelt grosse, gliaartige Kerne zu finden, in deren Nähe weder Tracheolen noch Tracheen zu beobachten sind und bei welchen es sich um Riesenglia-oder Tracheolenkerne handelt (vgl. S. 834).

Die Konnektive werden wie das Ganglion von der Perilemmnhülle umgeben, an welcher auch hier zwei Schichten unterschieden werden können, das zelluläre, einschichtige Perineurium und die feine, fibrillenfreie Neurallamelle.

In den jungen Larven wie in der Imago sind die Perineuriumzellen flach, langgestreckt und besitzen einen länglichen Kern. Diese Zellen sind in den Konnektiven meist noch etwas flacher als in den Ganglien, während sich die Neurallamelle von derjenigen der Ganglien gar nicht unterscheidet.

3. Histologische Veränderungen in den sich verkürzenden Konnektiven

Wie bereits erwähnt, liegen die Nervenfasern in den unverkürzten Konnektiven der Larven gerade ausgestreckt und dicht nebeneinander. In den sich verkürzenden Konnektiven ändert sich nun dieses Bild:

Am ersten Vorpuppentag liegen die Nervenfasern in den schwach verkürzten Konnektiven weniger dicht nebeneinander. Sie sind nicht mehr völlig gerade aus-

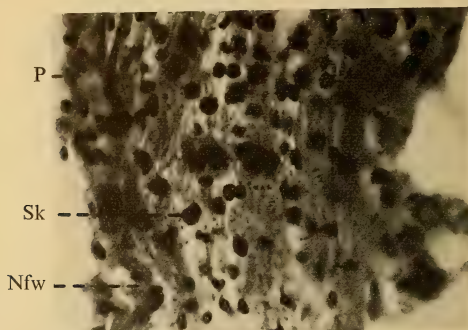


ABB. 23.

Längsschnitt durch einen Teil eines verkürzten Konnektives Th. 2—Th. 3.

2. Vorpuppentag. Färbg. Bodian. Vergr. 680×

Nfw = Windung der Nervenfasern

P = Perineurium

Sk = Schwannscher Kern.

gestreckt, sondern weisen vereinzelte Windungen auf. In den stark verkürzten Konnektiven zwischen dem dritten Thorakal- und dem ersten Abdominalganglion sind die Nervenfasern mit noch grösseren Zwischenräumen angeordnet. Es sind hier zahlreiche, verschieden grosse Faserwindungen zu beobachten (vgl. Abb. 23).

Am zweiten Vorpuppentag sind das dritte Thorakalganglion und die folgenden zwei Abdominalganglien so nahe aneinander gerückt, dass keine Konnektive mehr sichtbar sind. Innerhalb dieses durch Verschmelzung entstandenen Ganglienkomplexes besitzen die Nervenfasern der Konnektivfaserstränge nicht mehr so zahlreiche Windungen wie zuvor in den sich verkürzenden Konnektiven.

Die beiden Konnektive zwischen dem zweiten Thorakalganglion und dem verschmolzenen Ganglienkomplex sind in diesem Stadium sehr stark verkürzt und verdickt. Es sind jetzt hier sehr locker angeordnete Nervenfasern mit zahlreichen Windungen und dicht gelagerte runde Schwannsche Kerne zu sehen (Abb. 23).

Am ersten Puppentag sind diese beiden Konnektive noch kürzer. Die Windungen der Nervenfasern scheinen noch etwas zahlreicher zu sein als vor der Verpuppung. Im verschmolzenen Ganglienkomplex weisen die Nervenfasern der Konnektivfaserstränge nur noch vereinzelte Windungen auf.

Am zweiten Puppentag sind die vier Larvalganglien miteinander verschmolzen. Im hinteren Abschnitt des zweiten Thorakalganglions können keine Windungen mehr beobachtet werden. Die Nervenfasern sind nun wieder ziemlich gerade gestreckt. In dem Bereich, der den hinteren mit dem vorderen Ganglienabschnitt verbindet, welcher also den sehr stark verkürzten Konnektiven Th. 2 — Th. 3 entspricht, sind die Nervenfasern noch relativ locker angeordnet. Es sind stets noch Windungen vorhanden. Von diesem Stadium an sind sie jedoch immer seltener zu beobachten. Am vierten bis fünften Puppentag sind auch in diesem Ganglienbereich die letzten Faserwindungen verschwunden.

Das Auftreten von Windungen und ihr Verschwinden im Verlaufe der weiteren Entwicklung wurde auch von PIPA und WOOLEVER (1964) bei *Galleria mellonella* beobachtet.

Der Anteil, den die Verkürzung am grösseren Faserdurchmesser älterer Stadien hat, lässt sich kaum ermitteln, da bei der Biene die Nervenfasern während der Entwicklung allgemein dicker werden.

4. Histologische Veränderungen des Perilemms während der Metamorphose

In den jungen Larven sind die Perineuriumzellen flach und langgestreckt. Ihr Zytoplasma färbt sich gleichmässig, die Kerne sind länglich und liegen in der Längsrichtung der Ganglienkette. Die Neurallamelle ist an den Ganglien und an den Konnektiven sehr fein und dicht der darunterliegenden Perineuriumzellschicht angelagert.

Während der Verkürzung der Ganglienkette erfährt das Perineurium einige Veränderungen. Die Perineuriumzellen ändern allmählich ihre Gestalt, indem sie höher und grösser werden. Das Zytoplasma ist nun nicht mehr gleichmässig anfärbbar, sondern besitzt optisch leere Vakuolen und im Schnitt einen schwammigen Aspekt. Die Zellgrenzen lassen sich oft nur noch sehr undeutlich erkennen. Die früher länglichen Zellkerne werden allmählich rund, wobei sich ihr Durchmesser vergrössert. Gleichzeitig wird auch die Neurallamelle wellig, sie löst sich stellenweise von der darunterliegenden Perineuriumlage ab. Während dieser Veränderungen erscheinen Lymphocyten mit Vakuolen in der Nähe der Ganglien und der Konnektive.

In der alten, ungefähr sechseinhalb Tage alten Larve ist das ganze Perilemm aufgelockert, und die Neurallamelle ist stellenweise stark vom Perineurium abgehoben. Besonders deutlich ist dies am hinteren Ende des dritten Thorakalganglions (Abb. 24), vorne am ersten Abdominalganglion und den zwischen

diesen zwei Ganglien liegenden Konnektiven zu erkennen. Diese beiden Ganglien verschmelzen ja als erste miteinander. Durch das Ablösen der Neurallamelle von den Perineuriumzellen entstehen oft grosse Zwischenräume, in denen vereinzelt vakuolisierte Lymphocyten zu finden sind. Die Blutzellen scheinen zum Teil durch die Neurallamelle gewandert zu sein, so dass sie nun stellenweise beidseits dieser Membran zu beobachten sind (Abb. 24).

Am achten Larventag ist die Neurallamelle grösstenteils von den vier verschmelzenden Ganglien und den dazwischenliegenden Konnektiven abgelöst.

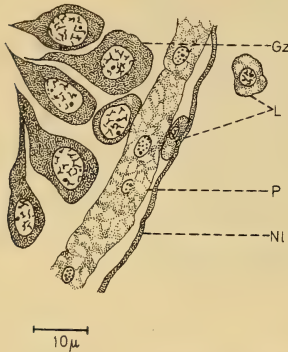


ABB. 24.

Sagittalschnitt durch einen Teil des 3. Thorakalganglions. Ablösung der larvalen Neurallamelle. 6,5 Tage alte Larve. Färbg. Hämatoxylin-Heidenhain/Lichtgrün.

Gz = Ganglienzelle

L = Lymphocyt mit Vakuolen

Nl = Neurallamelle

P = Perineurium.

Zwischen dem welligen, vakuoligen Perineurium und der Neurallamelle sowie auch ausserhalb dieser Membran sind zahlreiche Lymphocyten mit Vakuolen zu finden.

Am ersten Vorpuppentag sind die Perineuriumzellen, deren Zytoplasma zahlreiche Vakuolen enthält, wiederum etwas höher. Die Zellkerne sind jetzt meistens rund bis oval und liegen im Zentrum der Zellen. Die Neurallamelle ist nirgends mehr zu finden, sie scheint abgebaut zu sein. Es sind nur noch vereinzelt vakuolisierte Lymphocyten in der Nähe der Ganglienreihe anzutreffen. Die grosse Anzahl der Blutzellen während des Abbaues der larvalen Neurallamelle lässt vermuten, dass die Lymphocyten an ihrem Abbau beteiligt sind. Allerdings konnten keine Einschlüsse in ihren Vakuolen beobachtet werden.

Am ersten Puppentag sind die Perineuriumzellen sehr gross, reich an Vakuolen und meistens kubisch; der runde Kern liegt in der Mitte des Zellkörpers und die Zellgrenzen sind oft wieder deutlicher erkennbar (Abb. 25). Im Bereich der Ansatzstellen der Konnektive am caudalen Pol des Ganglienkomplexes (Th. 3 + A. 1 + A. 2) und besonders im Bereich der zwei cranialen Konnektivansätze am zweiten larvalen Thorakalganglion, das mit dem Ganglienkomplex in Verschmel-

zung begriffen ist, sind die Perineuriumzellen nicht mehr einschichtig gelagert. Es liegen hier mehrere gleiche, kubische Zellen übereinander, während im übrigen lateral, ventral und dorsal am zweiten Thorakalganglion und am Ganglienkomplex sowie an den Konnektiven das Perineurium einschichtig ist. Eine Neurallamelle fehlt in diesem Stadium immer noch.

Im Laufe der weiteren Entwicklung nimmt die Grösse der Perineuriumzellen wieder ab. Die Vakuolen verschwinden, die Zellen werden allmählich wieder flacher und die Kerne strecken sich in die Länge, wobei ihr Durchmesser kleiner wird. Nur im Bereich der Konnektivansätze bleiben die Perineuriumzellen zum

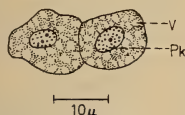


ABB. 25.

Vakuolisierte Perineuriumzellen.

1. Puppentag. Färbg. Bodian.

Pk = Perineuriumkern

V = Vakuole.



ABB. 26.

Tracheolenkerne.

1. Puppentag. Färbg. Bodian.

Teil beinahe kubisch (vgl. S. 836), doch verschwinden auch hier die Vakuolen und die Anzahl der Zellagen nimmt wieder ab. Gleichzeitig lässt sich stellenweise eine neue, feine Neurallamelle beobachten.

Am siebten Puppentag scheint das Perineurium überall einschichtig zu sein, die Zellen sind jedoch noch nicht so niedrig, wie sie es später in der Imago zum grössten Teil sind. Die Neurallamelle ist nun am Ganglion wie auch an den Konnektiven überall zu sehen. Sie weist etwa die gleiche Dicke auf wie später in der Imago.

5. Tracheen und Tracheolen in den Ganglien und in den Konnektiven

Zahlreiche Tracheenäste dringen durch die Neurallamelle und das Perineurium in die Konnektive und in die Ganglien ein, wo sie sich in Tracheolen verzweigen. Die Tracheolen der Ganglien dringen auch in das Neuropilem ein. Es sind oft sehr grosse Tracheolenkerne in den Konnektiven und in den Ganglien zu finden, was RISLER (1954) auch im Bienenhirn feststellen konnte. Diese Kerne, welche im Laufe der Entwicklung grösser werden, sind von unterschiedlicher Form und besitzen mehrere grosse Nukleoli (Abb. 26). In ihrer Kernstruktur gleichen sie sehr den Gliakernen, von welchen sie nur dadurch zu unterscheiden sind, dass in ihrer Nähe Tracheen oder Tracheolen liegen.

D. DIE NERVEN DER GANGLIEN

Die drei Thorakalganglien der Larve besitzen je zwei Nervenpaare, während an den ersten zwei Abdominalganglien je ein Paar Nerven entspringt, welche

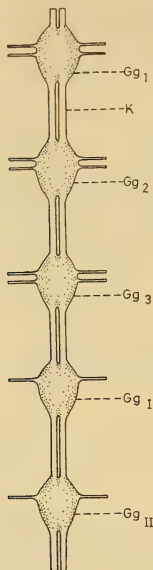


ABB. 27.

Teil der ventralen Ganglienketten
der jungen Larve. Vergr. 46×
Gg₁ = 1. Thorakalganglion
Gg_I = 1. Abdominalganglion
K = Konnektiv.

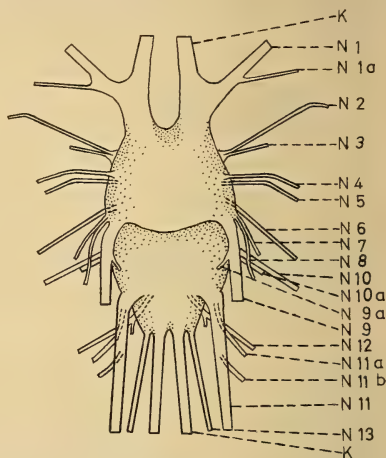


ABB. 28.

Ventrale Ansicht des 2. Thorakalganglions
der Imago. Vergr. 36×
K = Konnektiv
N = Nerv.

sich verzweigen (Abb. 27). Diese Verzweigungen wurden in Abbildung 27 nicht eingetragen, da sie weiter peripher liegen.

Das zweite Thorakalganglion der Imago besitzt entsprechend seinem zusammengesetzten Bau (Th. 2 + Th. 3 + A. 1 + A. 2) zahlreiche Nervenabgänge. Abbildung 28 zeigt die ventrale Ansicht dieses Ganglions. Meine Untersuchungen über die Nervenabgänge führten zu denselben Ergebnissen wie bei MARKL (1966).

Die Nerven werden in der Reihenfolge ihres Austrittes aus dem Ganglion von vorne nach hinten nummeriert. Seitenäste werden mit der Nummer des dazugehörigen Hauptnerves und a oder b bezeichnet. Die Innervationsbereiche der

Nerven, welche MARKL (1966) bei der Biene auf das Genaueste untersuchte, werden hier nicht mehr aufgeführt.

Am Uebergang des Konnektives in das zweite Thorakalganglion tritt der kräftige Nerv 1 aus, der Vorderflügelnerf, der einen Seitenast 1a (entspricht 1b bei MARKL) entsendet, welcher den dl-Flugmuskel innerviert. In einiger Entfernung vom Nerv 1 entspringt am Ganglion der feine Nerv 2 und unmittelbar daneben der Nerv 3, der dv-Flugmuskelnerv. Die Nerven 4, 5 und 6 treten ziemlich nahe beieinander aus dem Ganglion aus. Die folgenden zwei Nerven 7 und 8 entspringen dicht bei der Basis des kräftigen Nerves 9, welcher von der Unterseite des Ganglions ausgeht und das Mittelbein innerviert. Der Ganglienabschnitt, von welchem die Nerven 1—9 abgehen, entspricht dem zweiten Thorakalganglion der Larve.

Nerv 10, der Hinterflügelnerf, gibt unmittelbar an seiner Basis den Seitenast 10a ab, den man beinahe als separaten Nerv betrachten könnte, was auch MARKL (1966) erwähnt. Nerv 11, der Hinterbeinnerv, entspringt an der Ventralseite des Ganglions und entsendet nahe seiner Basis einen Seitenast 11a und etwas weiter entfernt den Seitenast 11b. Der Ganglienteil, von welchem die Nerven 10 und 11 abgehen, entspricht dem dritten Thorakalganglion der Larve. Der folgende Nerv 12 tritt an der Ganglienoberseite aus und innerviert das Propodealsegment. Der Ganglienteil, von welchem dieser Nerv abgeht, entspricht dem ersten Abdominalganglion der Larve.

Nerv 13, der Nerv des ersten (morphologisch zweiten) Abdominalsegmentes, entspringt als letzter Nerv hinten am Ganglion nahe beim Konnektiv, das nach hinten in das erste imaginale Abdominalsegment führt. Der Ganglienteil, von welchem Nerv 13 abgeht, entspricht dem zweiten Abdominalganglion der Larve. Wie schon MARKL (1966) feststellte, kann bei *Apis* kein Mediannerv beobachtet werden.

Am zweiten Puppentag (Abb. 29), an welchem der Verschmelzungsprozess der vier Larvalganglien abgeschlossen ist, sind schon alle bei der Imago gefundenen 13 Nervenpaare zu beobachten. Die Nerven 2 und 3 sind jedoch noch nicht vollständig unabhängig voneinander. Die gemeinsame Basis wird erst im Laufe der weiteren Entwicklung von peripher zum Ganglion hin gespalten, wodurch die zwei voneinander isolierten Nerven 2 und 3 entstehen. Die restlichen Nervenabgänge des cranialen Ganglienabschnittes entsprechen am zweiten Puppentag den Abgängen des imaginalen Ganglions. Im caudalen Ganglienabschnitt entspringen in diesem Stadium zwischen dem Nerv 10 (Hinterflügelnerf) und dem Nerv 11 (Hinterbeinnerv) vier feine Nerven, welche bei der Imago jedoch nicht mehr in dieser isolierten Form zu beobachten sind. Sie entsprechen Seitenästen der Nerven 10 und 11 der Imago. Zwei dieser Nerven befinden sich nahe beieinander in der Nähe des Hinterflügelnerfes und verlaufen parallel zu diesem. Die zwei folgenden Nerven treten nahe beim Hinterbeinnerv aus dem Ganglion aus und führen parallel zu diesem Nerv vom Ganglion weg.

Im Laufe der weiteren Entwicklung rückt der erste Nerv des vorderen feinen Nervenpaares dicht zum Nerv 10. Er legt sich an diesen Nerv an und verschmilzt mit ihm, wodurch ein weiter peripher gelegener, in Abbildung 28 nicht mehr eingetragener Seitenast des Nerves 10 gebildet wird. Gleichzeitig rückt auch der zweite feine Nerv immer näher zum Hinterflügelnerve und verwächst schliesslich in einem sehr kleinen Bereich mit dessen Basis, wodurch der Seitenast 10a der Imago entsteht. Während der Bildung dieser Seitenäste rückt das zweite feine Nervenpaar näher zum Nerv 11. Der dem Hinterbeinnerv am nächsten liegende

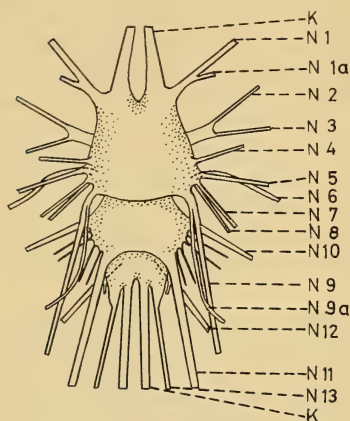


ABB. 29.

Ventrale Ansicht des 2. Thorakalganglions.
2. Puppentag. Vergr. 36×

K = Konnektiv

N = Nerv.

Zwischen N 10 und N 11 vier feine Nerven.
Sie entsprechen Seitenästen
der Nerven 10 und 11 der Imago.

Nerv legt sich an Nerv 11 an und verschmilzt mit ihm. Er bildet so den Seitenast 11b der Imago. Der zweite Nerv dieses Paares verwächst dann im basalen Bereich ebenfalls mit dem Hinterbeinnerv, wodurch der Seitenast 11a der Imago entsteht.

Der Verschmelzungsprozess dieser vier feinen Nerven mit dem Hinterflügel- und dem Hinterbeinnerv ist am fünften Puppentag abgeschlossen.

E. DISKUSSION

Die hier dargestellte Entwicklung des zweiten Thorakalganglions von *Apis mellifica* stimmt in vielen Punkten mit den Ergebnissen der Untersuchungen an anderen Insekten überein. So beschreiben beispielsweise ASHURST und RICHARDS (1964a), PIPA (1963) sowie PIPA und WOOLEVER (1964) bei *Galleria mellonella* (Lepidoptera) auch eine Verschmelzung von Ganglien während der Metamorphose. Nach diesen Autoren besteht bei *Galleria mellonella* das zweite Thorakalganglion der Imago aus den gleichen vier verschmolzenen Larval-

ganglien wie bei *Apis*. Die bei der Biene gemachte Beobachtung, wonach sich die larvale Neurallamelle während der Verschmelzung der Ganglien vom Perineurium der Ganglien und der Konnektive ablöst und vakuolisierte Lymphocyten zwischen Neurallamelle und Perineurium einwandern, entspricht ebenfalls den Ergebnissen der drei erwähnten Untersuchungen an *Galleria mellonella*. Diese Untersuchungen befassen sich allerdings lediglich mit den Vorgängen an den Konnektiven und nicht mit denjenigen an den Ganglien. Nach den genannten Autoren verschwindet bei *Galleria mellonella* wie bei *Apis* die larvale Neurallamelle vollständig nach der Ablösung vom Perineurium.

Nach dem Abbau der larvalen Neurallamelle verringert sich bei der Biene die Zahl der vakuolisierten Lymphocyten stark, ein Vorgang, der sich, wie aus den Darstellungen von ASHHURST und RICHARDS (1964a) geschlossen werden kann, auch bei *Galleria mellonella* abspielt. Da diese Blutzellen keine Anzeichen einer Phagocytose-Aktivität, das heisst, keine Vakuoleneinschlüsse erkennen lassen, kann die Frage, ob sie am Abbau der larvalen Neurallamelle beteiligt sind, nicht eindeutig beantwortet werden. Für ihre Beteiligung am Abbau der Neurallamelle spricht der Umstand, dass sie während des Abbaues dieser Membran in grosser Anzahl, nach deren Verschwinden dagegen kaum mehr anzutreffen sind. Einen Zusammenhang zwischen den Lymphocyten und dem Abbau der larvalen Neurallamelle halten auch ASHHURST und RICHARDS (1964a), welche die vakuolisierten Blutzellen als „adipohemocytes“ bezeichnen, sowie PIPA und WOOLEVER (1964) für möglich.

Vakuolisierte Lymphocyten treten nach den von STEOPOE und DORNESCO (1936) vorgenommenen Untersuchungen am ersten Abdominalganglion auch bei der Metamorphose von *Bombyx mori* (*Lepidoptera*) auf, sie werden von diesen Autoren als „sphères de granules“ bezeichnet. Die Blutzellen bei *Bombyx mori* enthalten im Gegensatz zu denjenigen bei *Apis* dunkle Einschlüsse in den Vakuolen. Sie dringen hier bis in das Perineurium ein, welches sie mit Nahrung zu versorgen scheinen, während sie bei der Biene lediglich durch die Neurallamelle bis in die Zwischenräume einwandern, die durch das Ablösen dieser Membran vom Perineurium entstehen. Im Gegensatz zu *Apis* wird bei *Bombyx mori* die larvale Neurallamelle nur unvollständig abgebaut.

Eine Vergrösserung der Perineuriumzellen durch Vakuolisierung während der Metamorphose, wie sie bei *Apis* anzutreffen ist, beobachteten auch ASHHURST und RICHARDS (1964a), PIPA und WOOLEVER (1964) sowie STEOPOE und DORNESCO (1936).

Bei *Apis* wird während der Ganglienverschmelzung das Perineurium im Bereich der Konnektivansätze cranial und caudal am Ganglienkomplex mehrschichtig. Worauf diese Mehrschichtigkeit beruht, konnte nicht eindeutig festgestellt werden. Mitotische Zellteilungen waren nicht zu beobachten. Durch das Zusammenrücken der vier Larvalganglien während deren Verschmelzung werden

die Perineuriumzellen zusammengestaucht und dabei wahrscheinlich übereinander geschoben.

Die Neurallamelle von *Galleria mellonella* (ASHHURST und RICHARDS, 1964a; PIPA und WOOLEVER, 1964) und von *Rhodnius prolixus* (WIGGLESWORTH, 1959) enthält im Gegensatz zu derjenigen der Larve und der Imago von *Apis* Fibrillen. Dagegen erwähnt SCHARRER (1939) in ihrer Arbeit über *Periplaneta americana* keine derartigen Fibrillen innerhalb der Neurallamelle. Da die Neurallamelle der Larve und der Imago von *Apis* für lichtmikroskopische Untersuchungen zu fein ist, ist es nicht ausgeschlossen, dass sie bei der Biene doch Fibrillen enthält, denn LAMPARTER (1966) beobachtete in seiner elektronenmikroskopischen Untersuchung Fibrillen innerhalb der Neurallamelle der Waldameise. Elektronenmikroskopische Arbeiten über die Neurallamelle von *Apis* sind mir keine bekannt.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

1. Der fibrilläre dl-Flugmuskel von *Apis* entsteht aus einem sich umwandelnden dorsalen Längsmuskel der Larve.
2. Die Muskelanlage wird dadurch gebildet, dass die Myofibrillen, das Sarcolemm und das periphere Sarcoplasma der Larvalmuskelfaser abgebaut werden. Gleichzeitig dringen Myoblasten in die Faser ein und zerlegen sie in zahlreiche Plasmastränge.
3. Die Myoblasten verschmelzen mit den Plasmasträngen und bilden mit ihnen die Muskelfasern des dl-Flugmuskels, in welchen sich die Sarcostyle aus granulösen Anlagen entwickeln.
4. Im Laufe der weiteren Entwicklung dringen Fettzellen und vakuolisierte Lymphocyten zwischen die Muskelfasern ein. Die Lymphocyten transportieren wahrscheinlich Aufbaustoffe von den Fettzellen zu den Muskelfasern.
5. Die Querstreifung tritt in den Muskelfasern zuerst regional auf, wobei die Z-Membranen meist etwas vor dem Q-Band zu erkennen sind.
6. Das zweite Thorakalganglion der Imago besteht aus vier Larvalganglien, welche während der Metamorphose miteinander verschmelzen.
7. Während dieses Verschmelzungsprozesses wird die larvale Neurallamelle vollständig abgebaut. Eine neue Neurallamelle entsteht im Laufe der Puppenperiode.
8. In den sich während der Ganglienverschmelzung verkürzenden Konnektiven weisen die Nervenfasern Windungen auf, welche nach dem Verkürzungsprozess allmählich wieder verschwinden.

9. In den Ganglien der Larve sind ausser Gliazellen, Motoneuronen und Assoziationsneuronen noch Neuroblasten vorhanden, welche vom ersten Voipuppentag an nicht mehr erkennbar sind.

RÉSUMÉ

1. Le muscle dorsal fibrillaire de l'Abeille provient de la transformation d'un muscle dorsal longitudinal de la larve.
2. L'ébauche du muscle est formée par résorption des myofibrilles, du sarcolemme et du sarcoplasme périphérique des fibres musculaires larvaires. En même temps, des myoblastes pénètrent dans ces fibres et les divisent en nombreux cordons de plasma.
3. Les myoblastes fusionnent avec ces cordons de plasma et forment ainsi les fibres du muscle alaire dorsal. Les sarcostyles se développent dans ces fibres à partir d'ébauches granuleuses.
4. Au cours du développement ultérieur, des cellules adipeuses et des lymphocytes vacuolisés pénètrent entre les fibres musculaires. Les lymphocytes transportent probablement des substances formatives des cellules adipeuses aux fibres musculaires.
5. La striation transversale apparaît d'abord par régions. La membrane Z est en général reconnaissable un peu avant la bande Q.
6. Le deuxième ganglion thoracique de l'imago est formé de quatre ganglions larvaires qui fusionnent pendant la métamorphose.
7. Pendant cette fusion, la lamelle neurale de la larve est complètement détruite. Elle est remplacée par une nouvelle lamelle neurale qui prend naissance pendant la pupaison.
8. Dans les connectifs qui se raccourcissent pour aboutir à la fusion des ganglions, les fibres nerveuses forment d'abord des boucles qui disparaissent ensuite.
9. A part des cellules de la névroglie, des neurones moteurs et des neurones d'association, les ganglions larvaires contiennent aussi des neuroblastes. Dès le premier jour de la pupaison, ceux-ci ne sont plus reconnaissables des autres cellules nerveuses.

SUMMARY

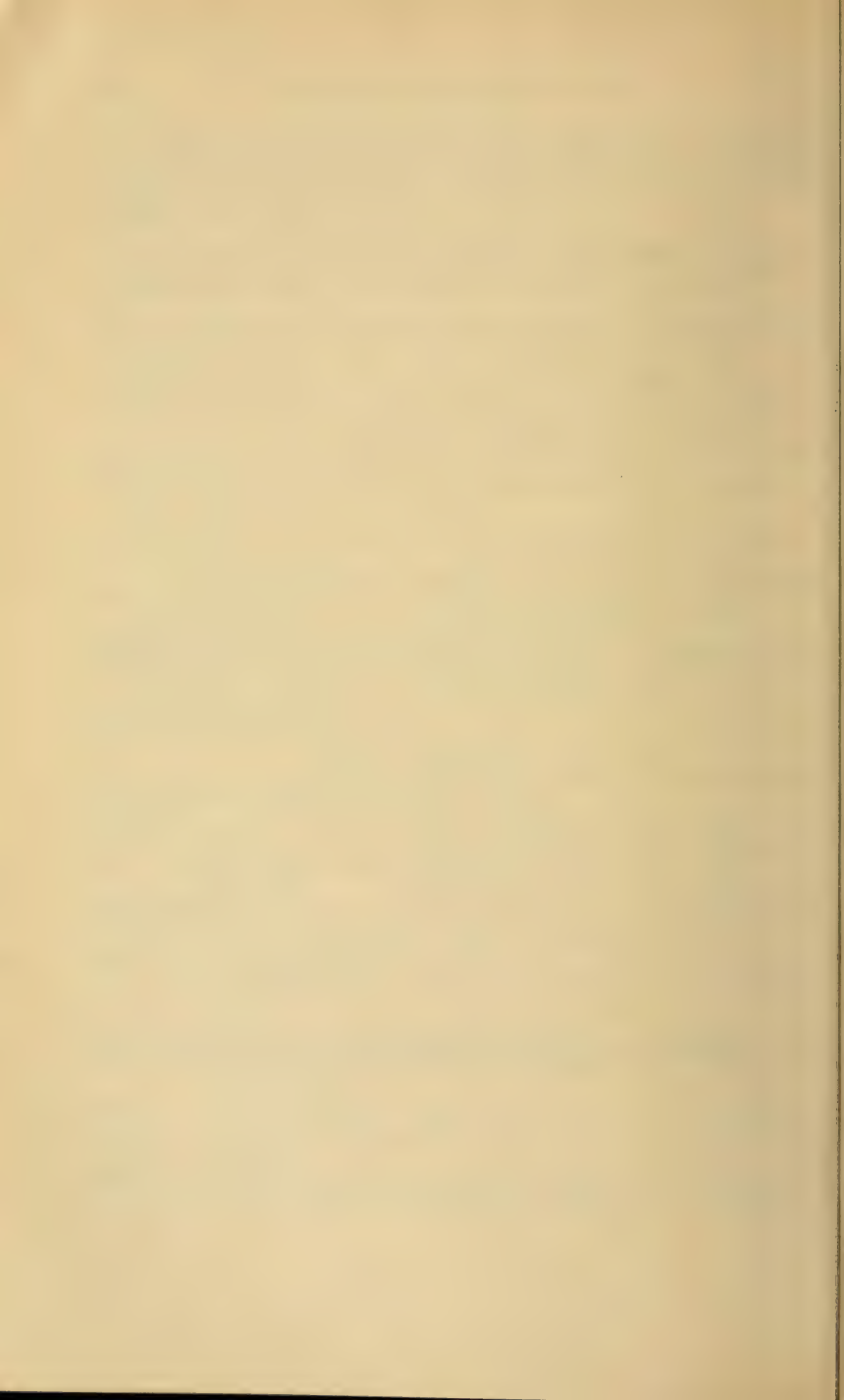
1. The fibrillar dorsal flight-muscle of *Apis* originates from the transformation of a larval dorsal longitudinal muscle.

2. The anlage of the muscle is formed when the myofibrils, sarcolem and peripheric sarcoplasm of the larval muscle fibers are histolized and at the same time myoblasts penetrate the fibers and divide them into numerous plasmatic threads.
3. The myoblasts fuse with the plasmatic threads to make the fibers of the dorsal flight-muscle, in which the sarcostyles develop from granular anlagen.
4. During further development fatty tissue cells and vacuolized lymphocysts penetrate between the muscle fibers. The lymphocysts probably carry formative substances from the fat cells to the muscle fibers.
5. The transversal striation appears at first only locally. The Z-membranes are in most cases earlier recognizable than the Q-bands.
6. The second thoracic ganglion of the adult is made up of 4 larval ganglions which merge together at metamorphosis.
7. During this fusion the larval neural lamella is completely destroyed.
8. During the process of merging together of the ganglions, nerves in the shortening connectives show twists which later disappear gradually.
9. Besides motor neurons, association neurons and glia cells, neuroblasts are also present in larval ganglions and can no more be recognized after the first day of the prepupal stage.

VII. LITERATURVERZEICHNIS

- ASHHURST, D. E. and A. G. RICHARDS. 1964a. *A study of the changes occurring in the connective tissue associated with the central nervous system during the pupal stage of the wax moth, Galleria mellonella L.* J. Morph. 114: 225—236.
- BLAUSTEIN, W. 1936. *Histologische Untersuchungen über die Metamorphose der Mehlmotte Ephestia kühniella Zeller.* Z. Morph. u. Oekol. Tiere. 30: 333—354.
- BREED, R. S. 1903. *The changes which occur in the muscles of a beetle, Thymalus marginicollis Chev., during metamorphosis.* Bull. of the Museum of Comp. Zool. 40: 317—382.
- CHAUVIN, R. 1968. *Traité de biologie de l'abeille.* Vol. 1—5.
- DALY, H. V. 1964. *Skeleto-muscular morphogenesis of the thorax and wings of the honey-bee Apis mellifera (Hymenoptera: Apidae).* Univ. of Calif. Publications in Entomol. 39.
- EIGENMANN, R. 1965. *Untersuchungen über die Entwicklung der dorsolongitudinalen Flugmuskeln von Antheraea pernyi Guer. (Lepidoptera).* Rev. suisse Zool. 72: 789—840.
- HEROLD, R. C. 1965. *Development and ultrastructural changes of sarcosomes during honey-bee flight muscle development.* Developmental Biol. 12: 269—286.

- HUFNAGEL, A. 1918. *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un lépidoptère (Hyponomeuta padella L.)*. Arch. Zool. exp. gén. 57: 47—202.
- JORDAN, H. E. 1920. *Studies on striped muscle structure. VI. The comparative histology of the leg and wing muscles of the wasp*. Amer. J. of Anat. 27: 1—67.
- 1920. *Studies on striped muscle structure. VII. The development of the sarcostyle of the wing muscle of the wasp*. Anat. Rec. 19: 97—123.
- KOSHIHARA, H. and K. MARUYAMA. 1958. *Changes in fine structure of honey-bee thoracic muscle during pupal development*. Scient. Papers Gen. Education. 8: 213—216.
- LAMPARTER, H. E. 1966. *Die strukturelle Organisation des Prothorakalganglions bei der Waldameise (Formica lugubris Zett.)*. Ztschr. f. Zellforschg. 74: 198—231.
- LOTMAR, R. 1945. *Die Metamorphose des Bienendarmes (Apis mellifica)*. Beihefte zur Schweiz. Bienenzeitung. 1: 443—506.
- MARKL, H. 1966. *Peripheres Nervensystem und Muskulatur im Thorax der Arbeiterin von Apis mellifica L., Formica polyctena Foerster und Vespa vulgaris L. und der Grundplan der Innervierung des Insektenthorax*. Zool. Jb. Anat. 83: 107—184.
- MORISON, G. D. 1928. *The muscles of the adult honey-bee (Apis mellifera L.)*. Quart. J. Micr. Sci. 71: 563—651.
- OERTEL, E. 1930. *Metamorphosis in the honey-bee*. J. Morph. 50: 295—332.
- PÉREZ, Ch. 1910. *Métamorphose des muscides (Calliphora erythrocephala Mg.)*. Arch. Zool. exp. gén. 4, Sér. 5: 1—266.
- PIPA, R. L. 1963. *Studies on the Hexapod nervous system. VI. Ventral nerve cord shortening, a metamorphic process in Galleria mellonella (L.) (Lepidoptera, Pyralidae)*. Biol. Bull. 124: 293—302.
- and P. S. WOOLEVER. 1964. *Insect neurometamorphosis. I. Histological changes during ventral nerve cord shortening in Galleria mellonella (L.) (Lepidoptera)*. Ztschr. f. Zellforschg. 63: 405—417.
- RISLER, H. 1954. *Die somatische Polyploidie in der Entwicklung der Honigbiene (Apis mellifica L.) und die Wiederherstellung der Polyploidie bei den Drohnen*. Ztschr. f. Zellforschg. 41: 1—78.
- SCHARRER, B. 1939. *The differentiation between neuroglial and connective tissue sheath in the cockroach (Periplaneta americana)*. J. Comp. Neurol. 70: 77—88.
- SNODGRASS, R. E. 1956. *Anatomy of the honey-bee*.
- STEOPOE, J. et G.-Th. DORNESCO. 1936. *Etudes sur le système nerveux des insectes pendant la métamorphose. La gaine périganglionnaire*. Arch. Zool. exp. gén. 78: 99—115.
- TIEGS, O. W. 1955. *The flight muscles of insects*. Philosoph. Trans. Roy. Soc. 238: 221—345.
- WIGGLESWORTH, V. B. 1955. *Physiologie der Insekten*.
- 1959. *The histology of the nervous system of an insect Rhodnius prolixus (Hemiptera)*. Quart. J. Micr. Sci. 100, III. Ser.: 299—313.



Indian Pyrgomorphini other than *Pyrgomorpha* (Orthoptera: Acridoidea: Pyrgomorphidae)

by

D. Keith McE. KEVAN

(Department of Entomology and Lyman Entomological Museum,
McGill University, Macdonald Campus, Ste-Anne de Bellevue, Quebec, Canada)

With 69 figures

The tribe *Pyrgomorphini*, as understood by KEVAN and AKBAR (1964), includes numerous genera, most of them African, although a few are distributed in Madagascar and Eurasia¹. The genera found in India are: *Pyrgomorpha* Audinet-Serville, 1838, *Zarytes* Bolívar, 1904, and *Anarchita* Bolívar, 1904. None of these extends to Ceylon although all occur in peninsular India. *Pyrgomorpha* is a large, widely distributed Old World genus in need of thorough revision (this is being currently undertaken), so that it would be premature to treat it here, even although only two species seem to occur in India proper. One of these species (Figs. 59-64) is *P. bispinosa* Walker, 1870 (= *P. indica* Bolívar, 1902), which is closely related to *P. cognata* Krauss, 1877, from the Eremian region, and to *P. conica* (Olivier, 1791), whose centre of distribution is the Mediterranean, but whose eastern and southern limits have not yet been certainly determined. The other Indian species (Figs. 65-68) is *P. inaequalipennis* Bolívar, 1904, a small, stoutish, seemingly valid species, so far known only from higher elevations in northwestern India (the holotype, in Geneva, is from Kulu, now Sultanpur, although this is not mentioned in the original description)². A third species, *brachycera* Kirby, 1914, previously assigned to *Pyrgomorpha*, is here transferred to *Zarytes*. The latter genus, like *Anarchita*, has hitherto been recorded only from southern India.

¹ The subtribal arrangement of KEVAN and AKBAR (*l.c.*) has recently been slightly modified, but the genera included in the tribe remain the same (KEVAN, AKBAR and CHANG, *in press*).

² What may be the same species is now known to me from E. Afghanistan.

Zarytes I. BOLÍVAR

Pyrgomorpha; Bolívar, 1884, *An. Soc. esp. Hist. nat.* **13**: 23, 422, 495 (*partim*); 1902, *Ann. Soc. ent. Fr.* **70**: 606 (*partim*); Kirby, 1914, *Faun. Brit. Ind., Acrid.*: 160, 174 (*partim*).

Zarytes Bolívar, 1904, *Bol. Soc. esp. Hist. nat.* **4**: 456; 1909, *Gen. Ins.* **90**: 27, 32; Kirby, 1910, *Syn. Cat. Orth.* **3**: 326; 1914, *Faun. Brit. Ind., Acrid.*: 160, 177; Bolívar, 1918, *Rev. Acad. Cienc. Madr.* **16**: 388; Ramachandra Rao, 1937, *J. Morph.* **61**: 223, 226, 227, 230, 232-236, 238-240, 242, 246, 252, 254; Neave, 1940, *Nomencl. zool.* **4**: 693; Schulze, Kükenthal *et al.*, 1954, *Nomencl. Anim. Gen. Subgen.* **5** (26): 3694; Dirsh, 1956, *Trans. R. ent. Soc. Lond.* **108**: 356; Kevan, 1962, *Publ. cult. Cia. Diam. Ang.* **60**: 115; 1964, *Can. Ent.* **96**: 1497; Kevan and Akbar, 1964, *ibid*: 1526.

Type species (by monotypy): *Pyrgomorpha squalina* Bolívar, 1884 = *Zarytes squalinus* (Bolívar)¹.

Zarytes differs from *Pyrgomorpha* in having the head somewhat less abruptly convex dorsally in lateral view, the frons less strongly concave, a more compressed pronotum with well developed, straight, dorsal carinae, less distinct oblique carinae on the lateral pronotal lobes, the lobes themselves being more rectangular with straighter inferior margins and the inferoposterior angles forming more or less regular right-angles (not rounded, obliquely truncated or with prominent points); the tegmina are lanceolate or strongly abbreviated, or (most typically) both; the epiphallus is more transverse than in *Pyrgomorpha*, having a broader bridge and less acutely produced lateral projections of the lateral plates; the ectophallus has a narrower central membrane; the valves of the endophallus lack the ventral subapical pockets (accommodating the aspices of the aedeagal sclerites) found in many species of *Pyrgomorpha* and in *Anarchita* (Fig. 31). The genitalic characteristics of all three genera are indicated by KEVAN, AKBAR and CHANG (*in press*).

The genus was erected by BOLÍVAR (1904) to accomodate a single Indian species previously placed by him in *Pyrgomorpha*. UVAROV (1929) indicated that he believed there to be two species in southern India. He did not, however, name the second species nor give any indication of how it was supposed to differ from the type species because, not having the holotype available, he was uncertain which of the populations that he had before him was the one to which the name *squalinus* applied. One of his populations, which he tentatively referred to the type species, was from the upper Palni Hills (Madras State), and the other was from lower elevations at Pollachi (also in Madras State and not far distant from the Palnis).

A re-examination of UVAROV's material (kindly made available by Dr. Bernd Hauser of the Natural History Museum, Geneva), and a comparison

¹ *Zarytes* is masculine in gender—see BOLÍVAR (1909)—not feminine as it is usually regarded.

with the holotype of *Z. squalinus* (borrowed through the courtesy of Dr. A. Kaltenbach of the Natural History Museum, Vienna), shows that UVAROV was correct in regarding his "Upper Palni" specimens as agreeing more closely with typical *Z. squalinus* than the Pollachi material. The latter specimens are a very little more robust and have the frons slightly less oblique than in the typical form. There are also minor differences in the shape and length of the tegmina (slightly shorter and less acute), but these can be disregarded, for such variations are without taxonomic significance in *Pyrgomorphidae*. However, in series that I have examined, collected at between 6000 and 7500 feet in the Kodaikanal area of the upper Palni Hills, specimens comparable with the Pollachi material were also found, together with more typical examples. Specimens from other localities in the upper Palnis showed a mixture of forms with intermediate conditions of robustness, tegminal length and acuteness of frontal angle, although the tendency was towards the more robust condition and a slightly less oblique frontal profile. The longest series, recently collected on a single day (12.IV.1969) at Pillar Rocks, Kodaikanal (7000 feet), and kindly presented to me by Dr. R. E. Blackith, showed less tendency to vary away from the more typical condition.

A comparison of the phallic structures, more particularly the epiphalli and endophalli (Figs. 2-12, 14-24, 26, 27), of a wide range of specimens showed that there is considerable variation in the exact form of these structures, but that this is not correlated either with locality or the slight variations in external morphology. It is clear that all available material of *Zarytes* from southern India belongs to a single species and that no recognizable subspeciation has occurred. For the most part, the specimens all have greatly abbreviated tegmina and hind wings which vary somewhat in their exact form but which are nearly always micropterous (very much shorter than the hind femora); only one specimen, of about 150 examined, has tegmina approaching the hind femora in length.

In addition to material from southern India, a very few (8) specimens of *Zarytes* are also known from central and northern India. The most conspicuous feature of these is that more than half of them have long tegmina. Three are fully macropterous, with tegmina extending beyond the hind "knees"; one has tegmina only slightly shorter; and a fourth has tegmina comparable in length with that of the longest-winged specimen known from southern India. In addition, these specimens are all rather slender and have frontal profiles as oblique or more so than in any southern material, but these differences are not absolute. The epiphallus and endophallus (Figs. 1, 13, 25) also seem to differ slightly, but, in view of the considerable variation in southern populations, and of the fact that only a single northern male is available, it would be unwise to conclude, and in any event it would seem very unlikely, that two distinct species are involved. When material from the more northerly parts of southern India (Deccan) become available, it is to be anticipated that the two groups will be found to form a continuum.

As the macropterous form of the northern population already has a name, *brachycerus* (Kirby, 1914), it would, for the present, seem prudent, in view of the differences mentioned, to regard the northern and southern forms as subspecies of *Z. squalinus*.

***Zarytes squalinus* I. BOLÍVAR**

Pyrgomorpha squalina [Saussure, in litt.] Bolívar, 1884, *An. Soc. esp. Hist. nat.* **13**: 423 (refers only to the typical subspecies).

The two subspecies here recognized may be tentatively distinguished as follows:

Macropterous or other rather long-winged forms apparently frequent; frontal profile more oblique and thorax in dorsal view tending to be a little less divergent distad (Figs. 35-42); epiphallus with bridge broader (Fig. 1); endophallus a little longer with apodemes less expanded in lateral view (Figs. 13, 25); C., N.E. and N. India *Z.s. brachycerus* (Kirby). Usually micropterous, macropterous forms unknown, tegmina only rarely approaching hind femora in length; frontal profile slightly to distinctly less oblique and thorax in dorsal view tending to be a little more divergent distad (Figs. 43-54); epiphallus very variable but bridge usually at least a little narrower (Figs. 2-12); endophallus also variable but usually a little shorter with apodemes distinctly expanded in lateral view (Figs. 14-24, 26, 27); S. India *Z.s. squalinus* (Bolívar). The known distribution of these two subspecies is shown in Figure 69.

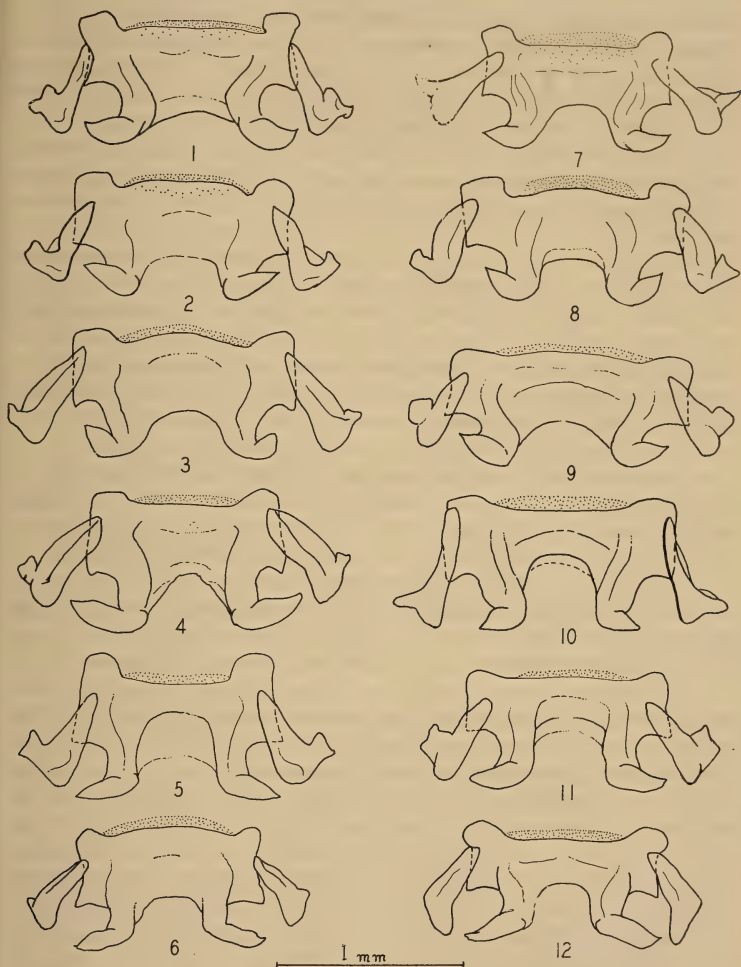
***Zarytes squalinus brachycerus* (KIRBY), stat. et comb. nov.**

(Figs. 1, 13, 25, 35-42)

Pyrgomorpha brachycera Kirby, 1914. *Faun. Brit. Ind., Acrid.*: 175, 176 (Fig. 114 [♀]).

KIRBY (1914) described and illustrated this species from a single female from "Bengal", and, since that time, it has not been referred to in literature. [*"Pyrgomorpha brachycera"* of Latif, Haq and Ahmad (1959) undoubtedly does not refer to the present species, but probably to the widely distributed Indian and Pakistani species, *P. bispinosa*. The same may be true of the records under this name from the Nagarjuna (Andhra Pradesh) localities given by Tandon and Shishodia (1969), but I have not seen their material].

The holotype is in the British Museum (Natural History), London, and photographs of it will be published elsewhere (KEVAN, AKBAR and CHANG, *in press*). It bears the following labels: (1) old grey disc with "N. Bengal" on the obverse and "42/45" on the reverse side; (2) *P. cren.* [referring erroneously to



FIGS. 1-12.

Zarytes squalinus (Bolivar), epiphalli, dorsal. 1, *Z.s. brachycerus* (Kirby), Amarkantak, Rewa, Madhya Pradesh; 2-12, *Z.s.squalinus* (all from Madras State unless otherwise indicated): 2, Pillar Rocks, Kodaikanal, Palni Hills; 3, Pumbarai, Palni Hills; 4, Kukal, Palni Hills; 5, Kodaikanal, Palni Hills; 6, 8 miles S.E. of Hassan, Mysore State; 7, Coimbatore; 8, as 2; 9, Madukarai, Coimbatore District; 10, as 4; 11, Pollachi; 12, as 2.

Atractomorpha crenulata, which it vaguely resembles], one of Walker's series so labelled [in W. F. Kirby's handwriting]; (3) brachycera, Bengale, Kirb. [also in Kirby's hand]; (4) specimen figured in Fauna of India; (5) British Museum orange-bordered "Type" disc. The specimen measures 25 mm in length, as shown in the original illustration (not 21 mm as given in the original description). The hind legs are now lacking, but the bright rosy red of the hind wings is still retained. The specimen is macropterous, with the tegmina and hind wings clearly surpassing the end of the abdomen and (from Kirby's figure) the "knees" of the extended hind legs.

In addition to the holotype, closely similar specimens are known as follows: 1♂ "Amarkantak, Rewa State, C.P., Sta. 5: 1.II.1927, Nerbudda Survey, H. S. Pruthi", and 1♀ "Jumnagwar, Gharwal dist., base of W. Himalayas, [U.P.,] 16.III.1910" (Figs. 35-38). The male is very similar to the female, but smaller and more slender and with slightly longer, simple cerci not reaching the apex of the acutely triangular epiproct; subgenital plate acute in dorsal and lateral views.

Three other forms differing in the relative lengths of the tegmina are also known. These may be given "technical designations" as follows:

f. *mesopterus*: tegmina at rest falling only a little short of end of the abdomen, longer than the hind femora and extending approximately to, but not surpassing, the hind knees (Fig. 39): the representative specimen (♀ "type") is labelled "Chotagnagpur, Netarbat, Ranchi Dist., [Bihar,] 27.I.1954, A. P. Kapur".

f. *brachypterus*: tegmina of approximately equal length to the hind femora, reaching to about their middles when the latter are extended (Figs. 40, 41): the representative specimen (♀ "type") is labelled "Dindori, Mandla dist., Central Provinces [Madhya Pradesh], 7.VI.1927, Narbudda Survey, B. Chopra".

f. *micropterus*: tegmina much shorter than the hind femora, not nearly reaching their middles (Fig. 42): the representative specimen (♀ "type") is labelled as for the "type" of f. *mesopterus*. There are also two other females with the same data; this form is very similar to typical *Z.s. squalinus*.

The measurements (in mm) of the various specimens referred to above are as follows:

Form	Body length	Pronotum	Tegmen	Hind femur
Typical				
♀ holotype	25	4.8	17.3	(ca. 11)
♀ Jumnagwar, U. P.	21.5	4.8	17.2	10.2
♂ Amarkantak, M. P.	20.5	3.4	14.0	—
f. <i>mesopterus</i>				
♀ "type"	27.5	5.2	15.0	12.5
f. <i>brachypterus</i>				
♀ "type"	24	4.6	9.9	10.2
f. <i>micropterus</i>				
♀ "type"	25	4.9	7.0	10.5
♀ Netarbat, Bihar	27.5	5.2	7.0	11.5
♀ Netarbat, Bihar	26	4.8	9.0	—

Representative, or "type", specimens of the various forms of this and the next subspecies are currently in the author's collection, Lyman Entomological Museum.

***Zarytes squalinus squalinus* (I. BOLÍVAR)**

(Figs. 2-12, 14-24, 26-29, 43-54)

Pyrgomorpha squalina Bolívar, 1884, *An. Soc. esp. Hist. nat.* **13**: 422, 423, 495 (first and last pp. do not combine generic and specific names); 1904, *Bol. Soc. esp. Hist. nat.* **4**: 456.

P[yr gomorpha] squalina; Bolívar, 1902, *Ann. Soc. ent. Fr.* **70**: 606.

Z[arytes] squalinus; Bolívar, 1909, *Gen. Ins.* **90**: 32.

Z[arytes] squalina; Kirby, 1910, *Syn. Cat. Orth.* **3**: 326.

Zarytes squalina; Kirby, 1914, *Faun. Brit. Ind., Acrid.*: 177; Bolívar, 1918, *Rev. Acad. Cienc. Madr.* **16**: 391; Ramachandra Rao, 1937, *J. Morph.* **61**: 225 [Cytology]; Makino, 1950, *Rev. Chromos. Numb. Anim.* [in Japanese], Tokyo: 56 [Cytology]; 1951, *Atlas Chromos. Numb. Anim.*, Iowa: 86 [Cytology]; 1956, *Rev. Chromos. Numb. Anim.* (Rev. Ed.), Tokyo: 56 [Cytology]; Mason, 1969, *Eos, Madr.*, 44 (1968): 291 [Tympanum mentioned].

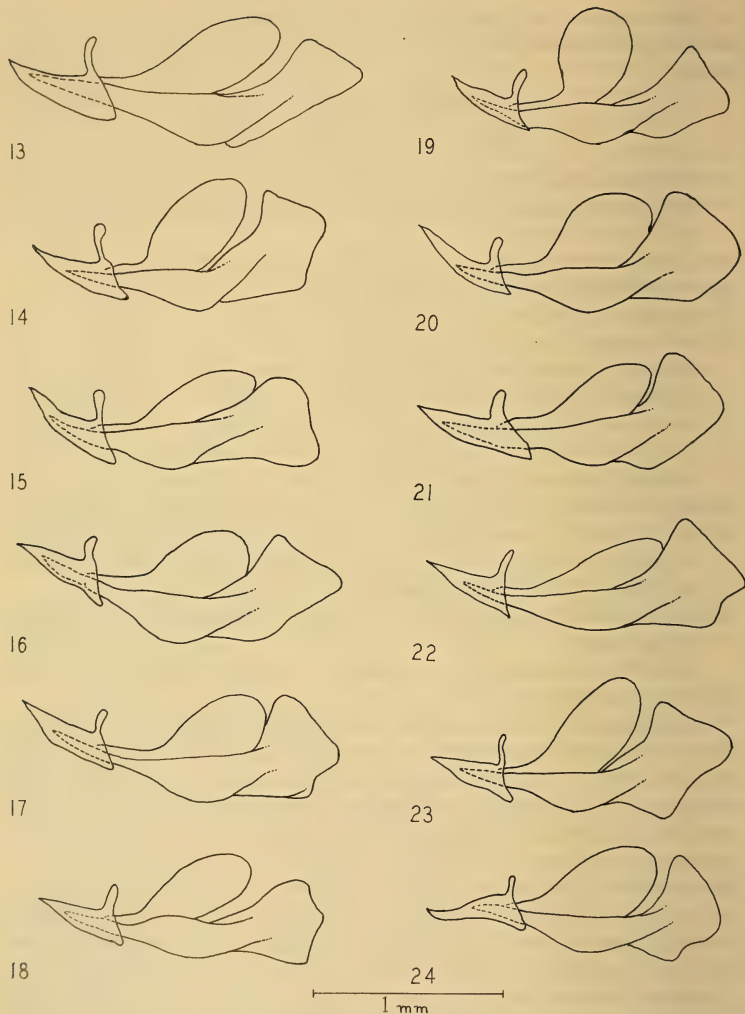
Z[arytes] squalina and *Zarytes* sp.n.; Uvarov, 1929, *Rev. suisse Zool.* **36**: 547.

Zarytes [squalinus]; Ramachandra Rao, 1937, *J. Morph.* **61**: 223, 226, 227, 230, 232 (Fig. 5)-236, 238-240, 242, 246, 247 (Fig. 15, 16), 252, 253 (Fig. 45, 46, 49, 50), 254, 255 (Fig. 64) [Cytology].

Zarytes squalinus; Dirsh, 1956, *Trans. R. ent. Soc. Lond.* **108**: 273, pl. 21 (Fig. 3) [Epiphallus].

Note: the combination *Zarytes squalinus* was not used by BOLÍVAR (1904) when he erected *Zarytes*.

This subspecies, as previously noted, is typically micropterous, the tegmina being much shorter than the abdomen and not reaching nearly half-way along the hind femora. The holotype is rather small and has tegmina of slightly greater than average length, reaching nearly half-way along the abdomen. It is in Vienna and is labelled as follows: (1) *P[yr gomorpha] squalina* S. Ind. orient. Coll. Br. v. W. [= Brunner von Wattenwyl]; (2) 18/12.749; (3) Mus. Caes. Vindobon; (4) Holotype [on purple]. The "S" on label (1) presumably refers to Henry de Saussure—to whom Bolívar (1884) attributes the specific name—and not to "Sud" (South). However, although Bolívar (*l.c.*) gives only "India" as the type locality, the specimen is certainly from southern India. It undoubtedly came originally from a series in Saussure's collection, now in Geneva, labelled "Indes or. Sss". [by hand] (1♂, 1♀—there is also a similar ♀ in Philadelphia), "Indes or. Mr. Hy. d. Sauss." [by hand] (2♀♀), or "Indes or. int. Mr. Hy. de Sauss." [printed] (4♂♂, 4♀♀—there is also a similar ♂ in Philadelphia), for these are all labelled in Saussure's hand "*Pyrgomorpha squalina* Sauss." [on yellow]. Saussure's "Indes



FIGS. 13-24.

Zarytes squalinus (Bolivar), endophali from right.
 13, *Z.s. brachycerus* (Kirby), locality as in Fig. 1;
 14-24, *Z.s. squalinus*, localities as in Figs. 2-12 respectively.

or." specimens of other species nearly all come from what is now Madras State. These specimens, like the holotypes, were apparently first preserved in alcohol and subsequently pinned and dried. As a consequence they have shrunk somewhat and are of rather small size, the holotype having contracted from 25 mm in length (as given in the original description) to 23.5 mm. Like most of the other specimens referred to above, the holotype has also become somewhat unnaturally compressed, so that, in dorsal view, it appears even more slender than is usual for the subspecies (and thus very like micropterous examples of subsp. *brachycerus*). Photographs of the holotype will be published elsewhere (KEVAN, AKBAR and CHANG, *in press*).

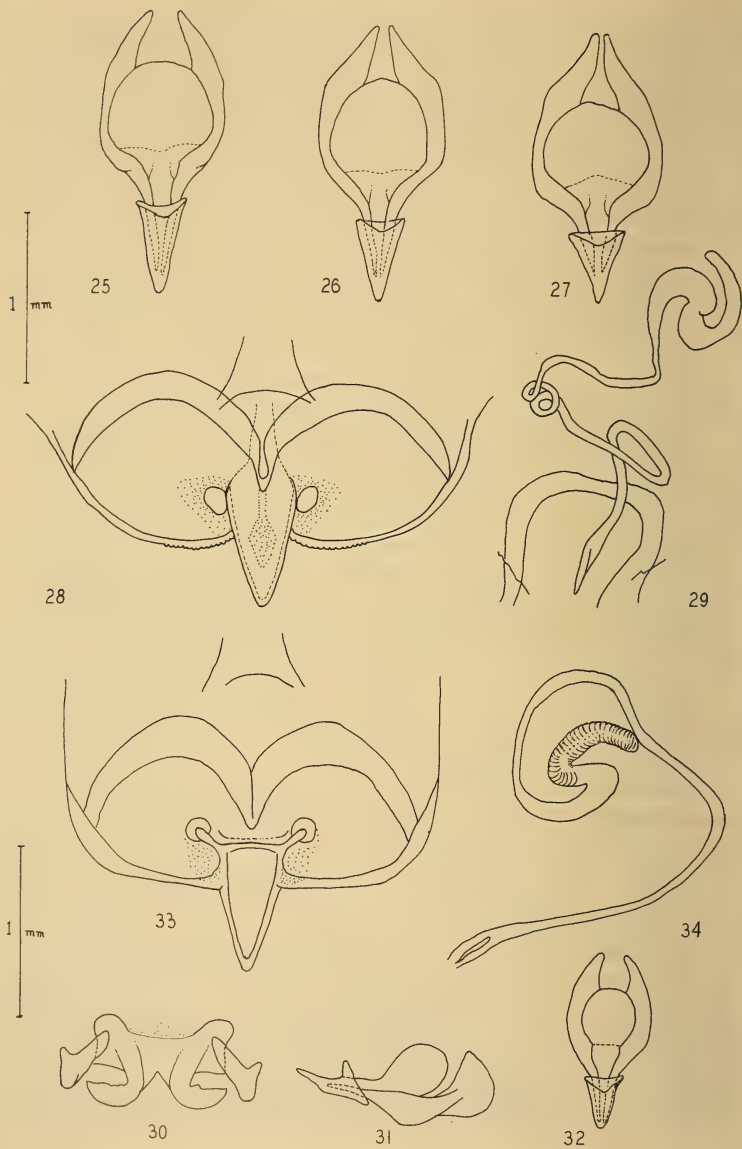
All known specimens of this subspecies are micropterous except for one female labelled "Madukarai, Coimbatore Dist., [Madras State,] S. India, 19.iv.37". This has tegmina approximately equal in length to the hind femora (Figs. 49, 50), and may be given the "technical designation" of f. *brachypterus* analogous to the similar form in subsp. *brachycerus*. The measurements of this representative specimen (♀ "type") are given in the accompanying table.

The only specific localities published for *Z.s. squalinus* are: Madurai (Maduré or Madura), Madras State (Bolívar, 1902; followed by KIRBY, 1914, and BOLÍVAR, 1918), Goorghally Estate, S. Mysore State (BOLÍVAR, 1918); Pollachi, S.W. Madras State (UVAROV, 1929—as *Zarytes* sp.n.) and the upper Palni Hills (Pumbarai; near Kukkal [= Kukal] and Mariyanshola), S. Madras State (UVAROV, *l.c.*). Ramachandra Rao (1937), who discusses the chromosomes of *Z. squalinus*, does not specify where he obtained his material, but, as he was working at Bangalore, Mysore, one may presume his specimens were from that general area. The following (in addition to Saussure's specimens already mentioned) have been examined (author's collection, Lyman Entomological Museum, unless otherwise indicated):

State Unknown. Ind. Orient., 1♀ (Hannover); India, 1♀ (Willemse Collection, Maastricht); Ind. or., P[ère] Castets [probably from Madurai, Madras State], 1♂ (Brussels), 3♀♀ (1 Brussels, 2 Madrid).

Mysore State (S.): Baba Budan Range [= Bababuddin Hills, Chikmagalur District,] 4500 ft, 1.III.1969, R. E. & R. M. Blackith, 4♀♀; 10 mi. N. Belur, 1025 m, 20.II.1962, E. S. Ross & D. Cavagnero, 1♀ (San Francisco); Goorghally Estate, 3300 ft, 14-24 Mar. [19]18, P. S. [Nathan] Coll., 2♀♀ (1 in London [determined and referred to by Bolívar (1918)]); 8 mi. S.E. of Hassan, 1.III.1969, R. E. & R. M. Blackith, 4♂♂.

Madras State: Alagar Kovil, Madura[i] Dt., S. India, 17.III.[19]36, 1♂ (further ♂♂ and ♀♀ in London); the same, 20.III.36, 1♀; Coimbatore, S. India, 15.III.[19]37, 3♀♀ (1 in London); the same, 21.IV.37, 1♂; Kodaikanal [Palni Hills], Pres. Madras, India, 19.IV.1921, C. Leigh, 3♀♀ (Philadelphia); Kodaikanal, Pulney [= Palni] Hills, India, 1922, C. Leigh, 1♀ (Philadelphia); Kodaikanal, Palni Hills, ca. 6500-7500 ft, 13.V-12.VI.[19]25, Gravely, 2♀♀, 2♂♂; the same, 1.V-15.VI.1926, 1♂, 1♀; Kodaikanal, S. India, 7000 ft, 21.III.[19]36, 4♂♂, 8♀♀



(2♂♂, 4♀♀ in London); the same, 24.III.36, 1♂, 1♀ (*in cop.*—London); the same, 27.III.36, 4♀♀ (2 in London); Kodaikanal, Madras State, "Pillar Rocks", 7000 ft, 12.IV.1969, R. E. & R. M. Blackith, 18♂♂, 24♀♀ (2 pairs *in cop.*); Grasland bei Kukal (Palnis), 1-4.IV.[1927], Voy. Carl et Escher, Inde méridionale, 1♂; as last without "(Palnis)", 3♂♂, 1♀; as last with 1800-2000 m added, 2♀♀ [this material is all in Geneva and referred to by Uvarov (1929)]; Ind. or., Madras, P[ère] Castets, B[runner] v[on] W[attenwyl] 17.857, 1♂, 1♀ (Vienna) ["Madras" probably does not refer to the city, but more likely to somewhere in the Madurai district of the state]; Madukarai Coimbatore Dist., S. India, 19.IV.[19]37, 2♂♂ (1 in London), 1♀ (f. *brachypterus*—see above); Maduré [= Madurai], P[ère] Castets, 1♀ (Madrid) [basis of record by BOLÍVAR (1902)]; Upper Palnis, Mariyanshola, 2400 m, 11-14.IV.[1927], Voy. Carl et Escher, Inde méridionale, 2♀♀ (Geneva) [referred to by UVAROV (1929)]; Methupalaym, 17.X.[19]21, A. A. coll., 1♂; the same, P. S. Nathan coll., 1♀ (London); Palni [as Pulney] Hills, South India, 8-6000 ft [*sic*], 10-31 May, [19]17, 2♂♂ (London); the same, 4-7000 ft, 10-22 May, 1917, T. V. S. coll., 2♀♀ (London); Upper Palnis, 2000-3000 m, 5.IV.[1927], Voy. Carl et Escher, Inde méridionale, 2♂♂ (Geneva); Pollachi, 21.II.[1927], Voy. Carl et Escher, Inde méridionale, 1♂, 1♀ (Geneva) [referred to by UVAROV (1929)]; Pumbarai, Upper Palnis, Grasland F. R., 1800 m [no date], Voy. Carl et Escher, Inde méridionale, 1♀ (Geneva); as last but lacking "Upper Palnis" and "F. R.", 27.III.[1927], 1♂ (Geneva) [referred to with last by Uvarov (1929)]; Sethumadai, 20 km S.W. of Pollachi, 1♂ (London); Shembaganur nr. Kodaikanal [Palni Hills], S. India, 6000 ft, 28.III.[19]36, 1♀; Shembaganur, S. India, A. Hayne, 1♂ (Helsinki).

Kerala State: Walayar [E. Malabar District], S. India, P. S. Nathan, 1♀ (London).

There is considerable colour variation throughout this material, although the majority of the specimens are of a generally brown phase (all those from Pillar Rocks are rather dark); some specimens are uniformly greenish, and a few (mostly females) are distinctly green with partially dark reddish dorsa.

The measurements (in mm) of 23 representatives of the subspecies are as follows:

FIGS. 25-34.

Zarytes squalinus (Bolivar) and *Anarchita aptera* (Bolivar), genitalic apparatus. 25, *Z.s. brachycerus* (Kirby), endophallus, dorsal, locality as in Fig. 1; 26, 27, *Z.s. squalinus*, endophallus, dorsal, localities as in Figs. 9 and 5 respectively; 28, the same, ♀ subgenital plate, dorsal, locality as last; 29, the same specimen, spermatheca and duct; 30-32 *A. aptera*, epiphallus, dorsal, and endophallus from right and dorsal respectively, Dohnavur, Tinevelly District, Madras State; 33, the same, ♀ subgenital plate, dorsal, same locality; 34, the same specimen, spermatheca and duct.

Locality	Body length	Pronotum	Tegmen	Hind femur
♀ (S.) India, holotype	23.5	4.6	7.5	10.7
Madukarai, "type" of f. <i>brachypterus</i>	27.5	5.7	10.5	11.5
Alagar Kovil	29	5.3	5.8	11.0
Coimbatore	29	5.2	5.2	11.0
"	30	6.8	7.7	12.8
Kodaikanal, 7000 ft	24.5	5.0	5.9	11.0
" "	26	5.2	8.0	11.3
" "	22	4.2	4.8	10.0
" "	27	5.3	6.5	12.3
" "	26.5	5.2	5.0	12.0
" "	29	5.5	6.0	12.5
" 6500-7500 ft	25.5	5.3	5.8	12.0
" "	24	4.8	6.5	11.2
" "	25	4.2	5.6	11.3
Shambaganur	27.5	5.4	6.1	12.3
♂ Kodaikanal, 6500-7500 ft	18.5	3.5	4.2	9.0
" "	17.5	3.4	4.7	9.0
" "	17.5	3.5	4.2	9.0
" 7000 ft	19	4.0	5.2	9.1
" "	18	3.5	4.2	9.0
" "	18.5	3.6	4.2	9.0
" "	19.5	4.1	5.3	9.2
" "	20.5	3.6	5.3	9.0

Anarchita I. BOLÍVAR

Pyrgomorpha; Bolívar, 1902, *Ann. Soc. ent. Fr.* **70**: 606 (*partim*).

Anarchita Bolívar, 1904, *Bol. Soc. esp. Hist. nat.* **4**: 459; 1909, *Gens. Ins.* **90**: 27, 33; Kirby, 1910, *Syn. Cat. Orth.* **3**: 327; Waterhouse & Sharp, 1912, *Index zool.* **2**: 15; Kirby, 1914, *Faun. Brit. Ind., Acrid.*: 160, 178; Bolívar, 1918, *Rev. Acad. Cienc. Madr.* **16**: 388; Schulze, Kükenthal *et al.*, 1926, *Nomencl. Anim. Gen. Subgen.* **1**(2): 164; Neave, 1939, *Nomencl. zool.* **1**: 178; Kevan, 1962, *Publ. cult. Cia. Diam. Ang.* **60**: 115; 1963, *Nova Guinea* (n.s.) **10**: 362; Kevan & Akbar, 1964, *Can. Ent.* **96**: 1526; Kevan, 1968, *Proc. R. ent. Soc. Lond.*(B) **37**: 162.

Type species (by monotypy): *Pyrgomorpha aptera* Bolívar, 1902 = *Anarchita aptera* (Bolívar).

Anarchita is readily recognizable from all other Asiatic members of the tribe Pyrgomorphini, with the exception of the monotypic genus *Arbuscula* Bolívar, 1905, in being quite apterous. *Arbuscula cambodjiana* Bolívar, 1905, however, is not closely related to *Anarchita*, being easily distinguishable by its much more strongly striated integument and short antennae with fused apical segments. The copulatory structures (KEVAN, 1968) also differ from those of *Anarchita* (Figs. 30-34), which are rather similar to those of *Pyrgomorpha*. *Arbuscula* is

known only from Cambodia and Laos, although it may be noted here that a male specimen recently discovered in the collection of the Lyman Entomological Museum (only the third example of *Arbuscula* known) bears an old handwritten label, "India (?)", which is surely erroneous. The specimen is considerably larger than the only other known male (KEVAN, 1968), but it seems to belong to the same species.

Anarchita aptera I. BOLÍVAR

(Figs. 30-34, 55-58)

P[yrgomorpha] aptera Bolívar, 1902, *Ann. Soc. ent. Fr.* **70**: 607; 1904, *Bol. Soc. esp. Hist. nat.* **4**: 456; International Council, 1904, *Int. Cat. sci. Lit. (Zool.)* **1**: 784.

Pyrgomorpha aptera; Bolívar, 1904, *Bol. Soc. esp. Hist. nat.* **4**: 459.

A[narchita] aptera; Bolívar, 1904, *ibid.*: 459; 1909, *Gens. Ins.* **90**: 34.

A[narchita] Apta; Kirby, 1910, *Syn. Cat. Orth.* **3**: 327.

Anarchita aptera; Kirby, 1914, *Faun. Brit. Ind., Acrid.*: 178; Mason, 1969, *Eos, Madr.*, **44** (1968): 292 [Tympanum mentioned].

This is not a well-known species, but I have examined several short series from southern India. No holotype was designated at the time of the original description, but syntypes exist in Madrid and Paris. As lectotype, I designate the only known male syntype. This is in Madrid and has the measurements given by BOLÍVAR (1902) for the male. It bears BOLÍVAR's determination label "P. aptera" and the data "Ind. or. P. Castets". Neither this nor any other syntypic specimen carries an indication of the type locality, "Maduré" (Madurai), given in the original description, but many of Père Castets' specimens were from this place, although they rarely indicate it, so that the lack of the place name on the data label is not especially significant. There are also, in Madrid, three female syntypes (paralectotypes) with similar data labels to that of the lectotype. They all differ slightly in measurements from those given in the original description. In Paris, however, is one female, presumed also to be a syntype (paralectotype), which agrees in measurements with BOLÍVAR's description. This is labelled "Pyrgomorpha aptera Cotype Bol." and "Museum Paris, Indes Or. Pantel 1911". The latter is presumably not original and was doubtless put on the specimen by Pantel at some time subsequent to its description and on transference from his own collection to the general series in the Paris Museum. The former collection contains two further females and one juvenile with the same data as the lectotype, the juvenile incorrectly bearing a purple "type" label. Photographs of the lectotype and the Paris "Cotype" (paralectotype) will be published elsewhere (KEVAN, AKBAR and CHANG, *in press*).

No record of the occurrence of this species has been published other than from the type locality (BOLÍVAR, 1902; KIRBY, 1914). Material other than that

discussed above is known to me as follows (in author's collection, Lyman Entomological Museum, unless otherwise indicated):

Madras State (S.): Cape Comorin, S. India, III.[19]36, (London) [number of specimens not recorded]; Dohnavur, Tinnevely [= Tirunelveli] Dt., S. India, 350 ft, 5.III.[19]36, 1♀; the same, 5.X.38, 1♂ [other material from same locality in London]; Kayattar, 7.IV.1969, R. E. & R. M. Blackith, 1♀; 22 mi. N.W. of Palayamkottai, 7.III.1969, R. E. & R. M. Blackith, 7♂♂, 12♀♀, 1 juv.

The specimens vary from greenish-grey to reddish-brown in general coloration, most being greyish-brown. Males vary from 16 to 19 mm in body length; females from 22.5 to 27.5 mm. The known distribution of the species is shown in Fig. 69.

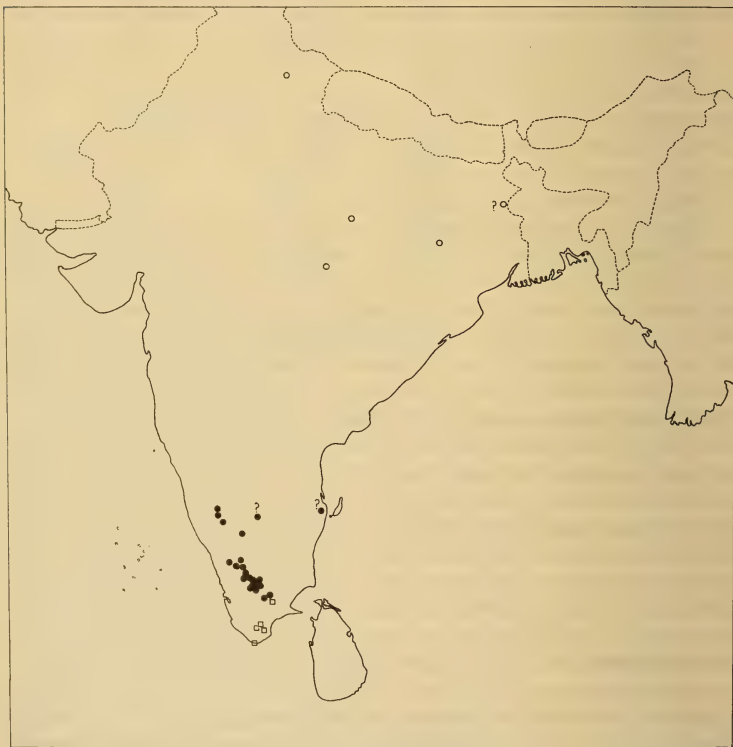


FIG. 69.

Known distribution of *Zarytes squalinus* (Bolivar) and *Anarchita aptera* (Bolivar).
 Solid circles (●), *Z. s. squalinus*; open circles (○), *Z. s. brachycerus* (Kirby);
 Open squares (□), *A. aptera*.

ACKNOWLEDGEMENTS

Apart from expressing gratitude to those persons already mentioned in the text, and to the institutions that have loaned specimens or provided facilities, I gratefully acknowledge the assistance with dissections and illustrations given by Miss D. E. Johnstone and Mrs. J. Gill. I wish also to thank Mrs. A. Emery for preparing the typescript and the National Research Council of Canada for financial assistance.

REFERENCES

- BOLÍVAR, I. 1884. *Monografía de los Pirgomórfinos*. An. Soc. esp. Hist. nat. **13**: 1-73; 419-500, pl. I-IV.
- 1902. *Les Orthoptères de St. Joseph's College à Trichinopoly (Sud de l'Inde)*, 3^e Partie. Ann. Soc. ent. Fr. **70** (1901): 580-635, Pl. 9.
- 1904. *Notas sobre los Pirgomórfidos (Pyrgomorphidae)*. VII. Subfam. Pyrgomorphinae. Bol. Soc. esp. Hist. nat. **4**: 439-459.
- 1909. *Orthoptera Fam. Acridiidae Subfam. Pyrgomorphinae*. Gen. Ins. **90**: i-ii, 1-58, Pl. [I].
- 1918. *Contribución al conocimiento de la fauna indica Orthoptera (Locustidae vel Acridiidae)*. Rev. Acad. Cienc. Madr. **16**: 278-289; 374-412.
- KIRBY, W. F. [and Waterhouse, C. O.], 1914. *Orthoptera (Acridiidae)*. Faun. Brit. Ind. [32]: i-x, 1-276.
- KEVAN, D. K. McE. 1968. *Some new and little-known species of Pyrgomorphidae (Orthoptera: Acridoidea) from the Pacific and Far East*. Proc. R. ent. Soc. London (B) **37**: 156-162, Pl. I, II.
- and S. S. AKBAR. 1964. *The Pyrgomorphidae (Orthoptera: Acridoidea): Their Systematics, Tribal Divisions and Distribution*. Can. Ent. **96**: 1505-1536.
- S. S. AKBAR and Y.-C. CHANG, in press. *The concealed copulatory structures of Pyrgomorphidae (Orthoptera: Acridoidea). Part VI (Conclusion): Tribes Pyrgomorphini and Chrotogonini*, Eos, Madr.
- LATIF, A., A. HAQ and M. M. AHMAD. 1959. *Acrididae of Lyallpur* [Abstract] Proc. 11th Pakist. Sci. Conf., Lahore, **3**: B21.
- RAMACHANDRA, Rao, T. 1937. *A comparative study of the chromosomes of eight genera of Indian Pyrgomorphinae (Acrididae)*. J. Morph. **61**: 223-244.
- TANDON, S. K. and M. S. SHISHODIA. 1969. *On a collection of Acridoidea (Orthoptera) from the Nagarjuna Sagar Dam Area*. Oriental Insects, **3**: 265-267.
- UVAROV, B. P. 1929. *J. Carl und K. Escher. Zoologische Forschungen in Süd-Indien (Winter 1926-27): Acrididen (Orthoptera) aus Süd-Indien*. Rev. suisse Zool. **36**: 533-563.

CAPTIONS TO PLATES

FIGS. 35-42.

Zarytes squalinus brachycerus (Kirby). Figs. 35, 36, typical ♂, Amarkantak, Madhya Pradesh. Figs. 37, 38, typical ♀, Jumnaagar, Uttar Pradesh. Fig. 39, representative ♀ ("type") of *f. mesopterus*. Figs. 40, 41, representative ♀ ("type") of *f. brachypterus*. Fig. 42, representative ♀ ("type") of *f. micropterus*.

FIGS. 43-50.

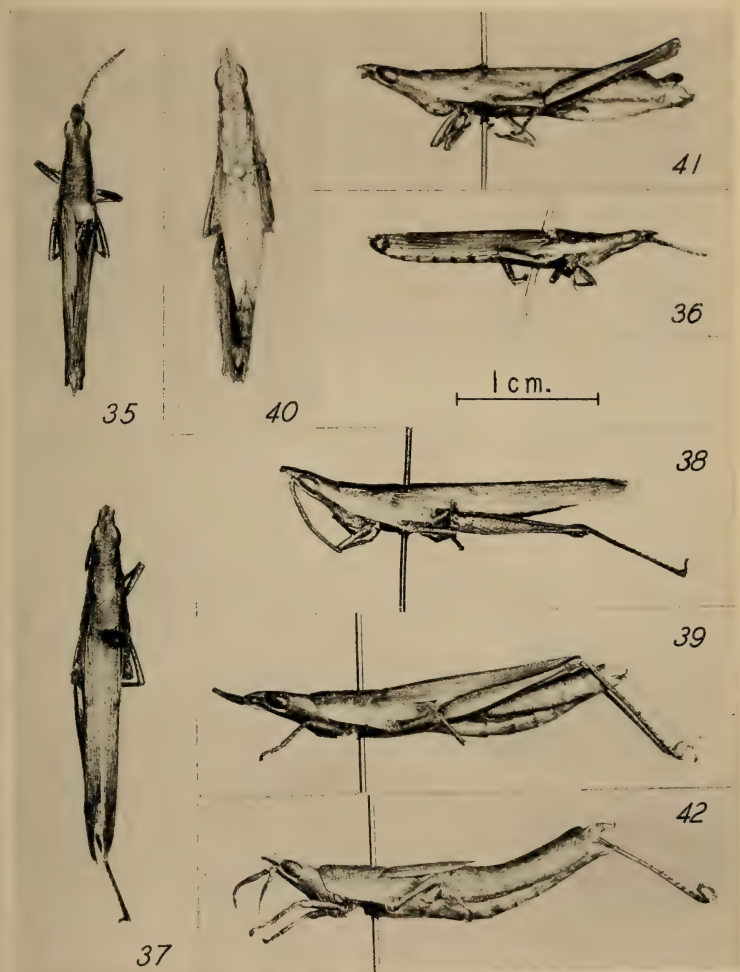
Zarytes squalinus squalinus (Bolívar), females. Figs. 43, 44, specimen of average appearance, Alagar Kovil, Madras State. Figs. 45, 46, darker specimen with slightly less oblique frons, Kodaikanal, Madras State. Figs. 47, 48, slightly more robust specimen with strongly abbreviated tegmina, Pollachi, Madras State. Figs. 49, 50, representative specimen ("type") of *f. brachypterus*.

FIGS. 51-58.

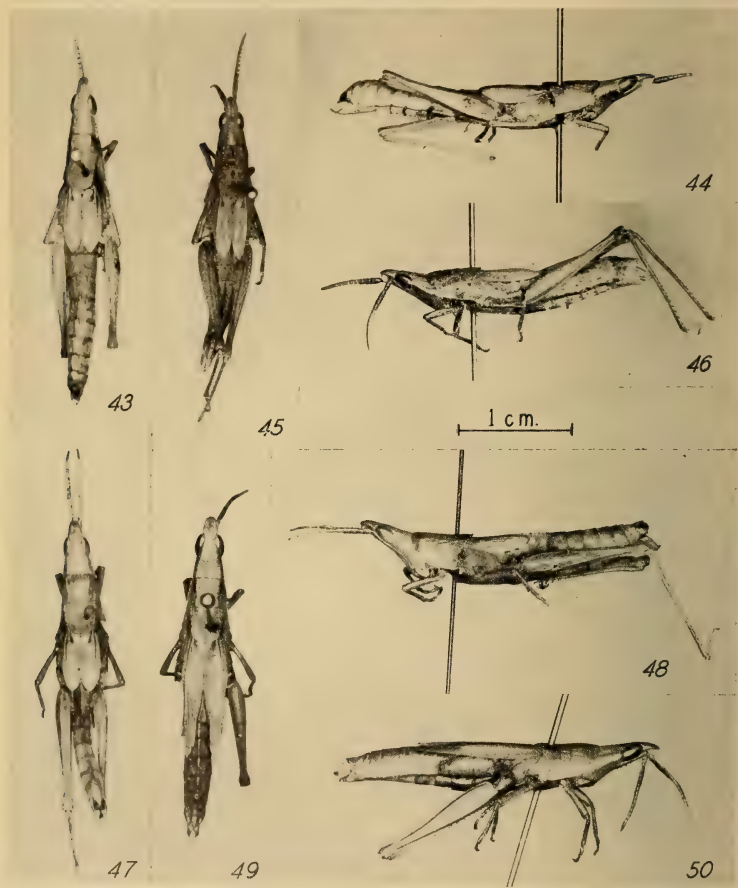
Zarytes squalinus squalinus (Bolívar) males; and *Anarchita aptera* (Bolívar). Figs. 51, 52, *Z.s. squalinus* with tegmina similar to those of ♀ holotype, Coimbatore, Madras State. Figs. 53, 54, *Z.s. squalinus*, stouter form with shorter tegmina, Pollachi, Madras State. Figs. 55, 56, *A. aptera*, ♂, 22 miles N.W. of Pallayankottai, Madras State. Figs. 57, 58, *A. aptera*, ♀, same locality.

FIGS. 59-68.

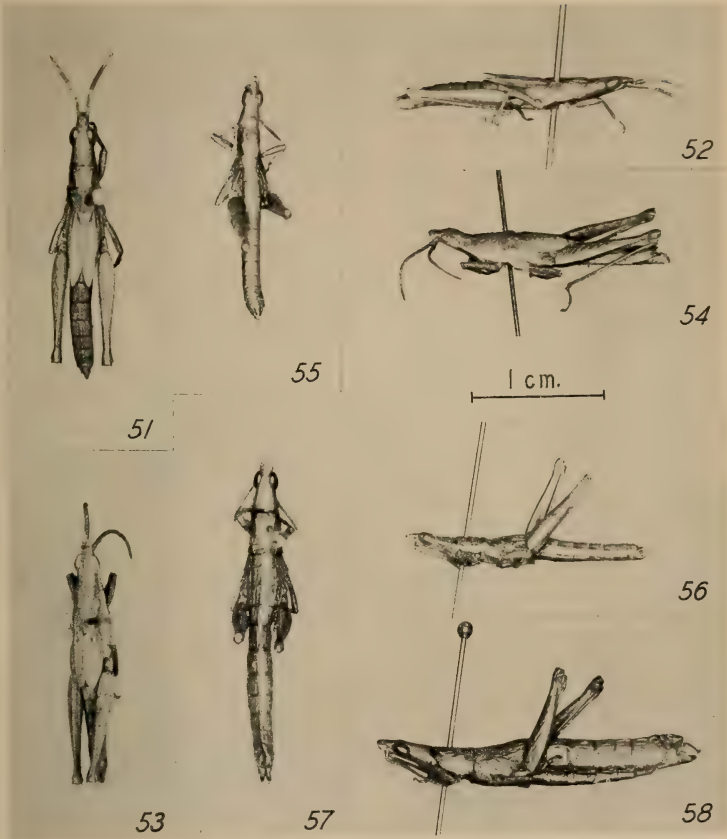
Type material of Indian *Pyrgomorpha* species. Figs. 59, 60, *P. bispinosa* Walker, ♀ holotype; this specimen is in the British Museum (Natural History), London; it has the following measurements: length, 22 mm, pronotum 4.1 mm, tegmen 14.3 mm, hind femur 9.3 mm; it bears the following labels (1) S. India [blue disc with 61/20 on reverse], (2) O[pomala] bispinosum W[alker] type [in W. F. Kirby's hand], (3) Type [green-bordered disc]. Figs. 61, 62, the same species, ♂ lectotype (here designated) of *P. indica* Bolívar; this specimen is in the Paris Museum; it agrees in measurements with the original description and bears the following labels: (1) Ind. Or. Kodaikanal; (2) Décoly, (3) Museum Paris Kodaikanal Indes Or. Pantel 1911, (4) 1207, (5) *Pyrgomorpha indica* Bol. [in Bolívar's hand—there is also a smaller ♂ in the Pantel Collection, Paris with the labels: (1) Indes Or. P. Castets, (2) *Pyrgomorpha* sp.n. (in red in Pantel's hand), (3) type (on purple), but, even if seen by Bolívar, this is too small (length 13 mm) for designation as lectotype]. Figs. 63, 64, the same species, ♀ paralectotype of *P. indica* Bolívar; this specimen is also in Paris; it is 22, not 21 mm long and bears the following labels: (1) Ind. Or. P. Castets, (2) Museum Paris Indes Or. Plantel 1911, (3) as (5) above, (4) *Cotypus*. Figs. 65, 66, *P. inaequalipennis* Bolívar, ♂ holotype; this specimen is in the Geneva Museum; it has similar measurements to those given in the original description except that it is 16.7 and not 17 mm in length; it bears the following labels: (1) Kulu 6755/1, (2) 1530, (3) *Pyrgomorpha inaequalipennis* Sauss Ind. or. [in Saussure's hand—the original description attributes the name to Saussure], (4) *inaequalipennis* [in Saussure's hand]. Figs. 67, 68, the same species, ♀ from same series, also in Geneva [no ♀ was described so that this is not a type]; it measures 22 mm in length and bears the following labels: (1) Kulu 6773/1, (2) 1526, (3) as in the holotype. [In Geneva there are two further ♂♂ from the same series; one of these is labelled as is the female, but (2) is lacking; the other is labelled, (1) Kulu 6777/1, (2) 1531, (3) *inaequalipennis* *Pyrgomorpha* heteroptera Sss. ♂ Mitt. Dr. S.; these were probably not seen by Bolívar and cannot therefore be regarded as types.]



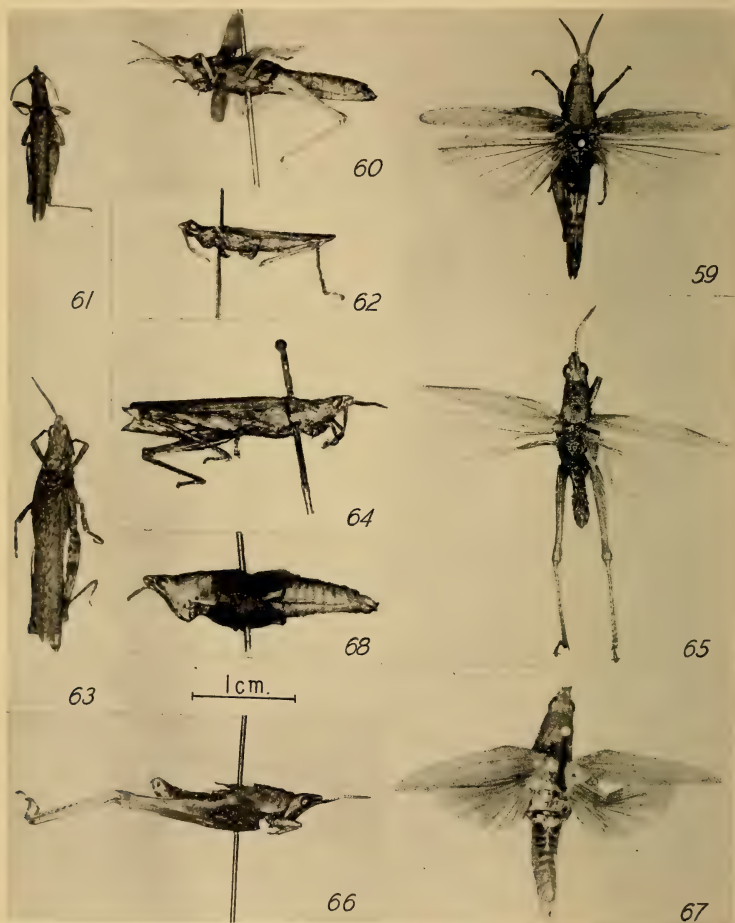
FIGS. 35-42.



FIGS. 43-50.



FIGS. 51-58.



FIGS. 59-68.

Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de *Pseudosinella* cavernicoles du groupe *vandeli*

par

Hermann GISIN et Maria Manuela da GAMA

Muséum d'Histoire naturelle de Genève
et
Musée Zoologique de l'Université de Coimbra

Avec 4 figures dans le texte

SOMMAIRE

INTRODUCTION	867
TAXONOMIE ET ÉVOLUTION DES ESPÈCES	869
1. <i>Pseudosinella alpina</i> GISIN, 1950, n. status	869
2. <i>Pseudosinella insubrica</i> GISIN et GAMA, 1969	871
3. <i>Pseudosinella concii</i> GISIN, 1950	871
4. <i>Pseudosinella dallaii</i> n. sp.	873
RÉSUMÉ	875
ZUSAMMENFASSUNG	875
SUMMARY	875
BIBLIOGRAPHIE PRINCIPALE	876

INTRODUCTION

Les notes suivantes concernent l'étude systématique et phylogénétique de quatre espèces de *Pseudosinella* cavernicoles du groupe *vandeli* s. lato : *Ps. alpina* GISIN, 1950, n. status, *Ps. insubrica* GISIN et GAMA, 1969, *Ps. concii* GISIN, 1950¹ et *Ps. dallaii* n. sp.

¹ C'est la deuxième fois qu'on trouve cette intéressante espèce, dont la description originale était basée sur un seul spécimen. BERNASCONI 1962: 69 cite *Ps. concii* provenant de Fikenloch, Kerns (Graustock, OW); mais il ne s'agit pas de cette espèce.

Toutes ces quatre espèces proviennent de régions voisines: *Ps. alpina* du Piémont, *Ps. insubrica* de l'Italie du Nord (Bergamo, Varese), et dont nous avons encore étudié un spécimen de Como, et du Tessin (Suisse), *Ps. concii* de l'Italie du Nord (Venezia Tridentina, Verona, Vicenza et Belluno), et *Ps. dallaii* n. sp. de Yougoslavie (Croatie, environs de Zagreb).

Les caractères non adaptatifs sont à peu près identiques chez ces espèces, qui sont donc apparentées généalogiquement. *Ps. insubrica* s'en distingue par la soie M_1 du labium ciliée; ce dernier détail se trouve également chez la plupart des races de *vandeli*. Ces espèces doivent être des représentants de la lignée généalogique dont l'espèce-mère est *Lepidocyrtus pseudosinelloides* GISIN, 1967 (p absent sur l'abd. II, R cilié sur la base du labium).

Quant aux caractères adaptatifs, il s'agit d'espèces dont les antennes sont relativement longues, plus longues que chez *vandeli* (c'est chez *concii*, que le rapport antennes/diagonale céphalique est le plus élevé), chez lesquelles le bord interne de l'empodium est échancré, sauf quelquefois chez *vandeli*, voir figure 11 in GISIN 1964: 665 (et le plus nettement chez *concii* (fig. 3)), l'ergot tibiotarsal est pointu et les yeux sont en général absents, à l'exception de *Ps. alpina*.

L'organe antennaire III est toujours pourvu de deux sensilles en forme de flamme de bougie, près desquels le nombre de sensilles supplémentaires de forme semblable paraît aussi constituer un détail de valeur taxonomique: chez *vandeli* et *dallaii*, ces sensilles supplémentaires manquent complètement, chez *alpina*, il y en a un (fig. 1), et chez *insubrica* et *concii*, on en trouve plusieurs (fig. 3 in GISIN et GAMA 1969: 292).

En ce qui concerne la griffe, *Ps. alpina* (fig. 2) et *Ps. insubrica* (fig. 4 in GISIN et GAMA 1969: 293) se rapprochent davantage de *vandeli* (figs. 11, 12 et 16 in GISIN 1964: 665 et 668), car les dents proximales y sont très petites et la dent impaire développée et détachée de la griffe. Chez *Ps. concii* (fig. 3) et *Ps. dallaii* n. sp. (fig. 4), la griffe est plus élancée, surtout celle de *concii*, et la dent impaire est très peu saillante; chez *concii*, les dents proximales sont également très peu développées, tandis que chez *dallaii*, elles sont plus grandes.

La conformation du mucron n'est pas non plus identique chez ces quatre espèces, étant le plus évolué chez *dallaii*, dont la dent apicale du mucron est nettement plus grande que l'anteapicale.

En tenant compte de l'ensemble de ces données, il paraît que *Ps. concii* est l'espèce qui a dû atteindre le niveau adaptatif le plus élevé par rapport aux autres espèces mentionnées.

Des Alpes-Maritimes (France), on connaît encore *Ps. cassagnai* GISIN et GAMA, 1970, qui doit aussi être voisin de ces espèces, non seulement du point de vue généalogique, mais encore anagénétiquement. *Ps. infernalis* GISIN, 1964, des Alpes centrales (Suisse), appartient également au groupe *vandeli*.

TAXONOMIE ET ÉVOLUTION DES ESPÈCES

1. *Pseudosinella alpina* GISIN, 1950, n. status

Figs. 1 et 2

*Synonymie :**Pseudosinella vandeli alpina* GISIN, 1950.? *Pseudosinella monoculata* DENIS, 1938.*Taxonomie et évolution :*

Grâce au matériel topotypique que M. Parisi a transmis à M. Gisin, il est possible d'élever cette forme au rang d'espèce. En 1950, M. Gisin avait du matériel moins bien conservé.

Ps. alpina se sépare essentiellement des autres espèces du groupe *vandeli* par la présence de 1+1 yeux et d'un sensille supplémentaire accompagnant les deux sensilles en forme de flamme de bougie de l'organe antennaire III (fig. 1).

Sa griffe présente la même conformation générale de celle de *vandeli* et de *insubrica*, les dents proximales étant très peu saillantes et la dent impaire développée et détachée de la griffe (fig. 2, fig. 4 in GISIN et GAMA 1969: 293 et figs. 11, 12, 16 in GISIN 1964: 665, 668).

Les autres caractères adaptatifs et les non adaptatifs sont à peu près semblables à ceux des autres espèces du groupe, *Ps. alpina* s'éloignant encore de *Ps. insubrica* par la soie m_1 de la base du labium, qui est lisse chez *alpina* et ciliée chez *insubrica*, ainsi que chez la plupart des races de *vandeli*.

Comme nous l'avons déjà mentionné (GISIN et GAMA 1970: 180), il est probable que *Ps. alpina* s'identifie à *Ps. monoculata* DENIS, 1938, dont le type semble ne plus exister dans la collection du professeur Denis.

Description :

Taille: 1,3-2,4 mm. Il y a des grains pigmentaires disséminés sur tout le corps et sur les portions proximales des pattes et concentrés sur les 1+1 yeux, qui frappent déjà à la loupe binoculaire. Antennes/diagonale céphalique = 1,7-2. Organe antennaire III à deux sensilles en forme de flamme de bougie et un sensille supplémentaire dorsoexterne de forme semblable (fig. 1). Vers l'apex de l'article antennaire II, il y a également 2-4 sensilles pareils. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R000/00/0101+2, dont la disposition est celle de

la figure 14 in GISIN et GAMA 1970: 183; la trichobothrie céphalique dorsolatérale existe. Chétotaxie de l'abd. II: -aBq₁q₂. Base du labium: m₁m₂Rel₁l₂; R est cilié, les autres poils sont lisses ou faiblement rugueux. Soies accessoires de l'abd. IV sans la soie s. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 5-7 poils externes par rapport aux 2 pseudopores.



FIG. 1.

Pseudosinella alpina. Organe antennaire III, face dorsoexterne, avec un sensille supplémentaire et le pseudopore.



FIG. 2.

Pseudosinella alpina. Griffe III, face antérieure.

Griffe, voir figure 2. Sa dent impaire est développée et détachée de la griffe, et située à environ 32-36% de sa crête interne. Les deux dents proximales sont peu saillantes. Empodium échancré dans la moitié distale de son bord interne et présentant l'ébauche d'une dent externe (fig. 2). Ergot tibiotarsal pointu (fig. 2). La dent apicale du mucron est un peu plus grande que l'anteapicale.

Stations :

Grotta dell'Orso o del Poggio, Cuneo, Piemonte, Italie, l'holotype, leg. Conci, 30.V.1943 (Mc 22).

Idem, une trentaine de topotypes, leg. Parisi, 14.II.1965 (Md 27).

2. *Pseudosinella insubrica* GISIN et GAMA, 1969

Stations :

Buco del Orso, Laglio, Como, Como, Italie, 1 exemplaire, 5.IX.1925 (Biospeologica n° 1223).

Grotte dei Tre Crocette, Varese, Varese, Como, Italie, 1 exemplaire, 6.IX.1925 (Biospeologica n° 1224).

3. *Pseudosinella concii* GISIN, 1950

Fig. 3

Taxonomie et évolution :

L'espèce en question a été décrite d'après un seul exemplaire provenant d'Italie du Nord, chez lequel on peut à peine distinguer une trace de dent impaire à la griffe. C'est pourquoi M. Gisin, dans sa Collembolenfauna Europas 1960: 250, l'a mise dans le groupe des *Pseudosinella* dont la griffe ne possède pas de dent impaire.

M. Dallai nous a soumis un nombre appréciable de spécimens de *Pseudosinella* provenant de régions voisines de la localité typique, lesquels présentent tous les caractères observables chez le type de *Ps. concii*, à savoir: la répartition des macrochètes dorsaux sur les tergites thoraciques et abdominaux, la chétotaxie de l'abd. II, la chétotaxie de la base du labium, l'absence d'écailles sur les antennes, le rapport antennes/diagonale céphalique, et la conformation de la griffe, de l'empodium, de l'ergot tibiotarsal et du mucron. On peut aussi discerner la conformation de l'organe antennaire III et des soies accessoires de l'abd. IV, bien qu'on ne puisse pas être absolument certain de ces deux dernières particularités.

Les caractères les plus distinctifs de *Ps. concii* par rapport aux autres espèces du groupe concernent la conformation de la griffe et de l'empodium. La griffe est beaucoup plus élancée que chez les autres espèces et sa dent impaire beaucoup moins saillante (fig. 3) (chez *Ps. dallaii* n. sp., la dent impaire de la griffe est aussi peu développée (fig. 4)). L'empodium (fig. 3) est plus nettement échancré dans son bord interne que chez les autres espèces.

Ces caractères adaptatifs, ainsi que la plus grande longueur des antennes, font penser que l'évolution quantique de *Ps. concii* doit être plus avancée que celle de *vandeli*, *alpina*, *insubrica* et *dallaii* n. sp.

Les détails chétotaxiques fondamentaux sont à peu près concordants chez ces espèces, et les sensilles supplémentaires de l'ant. III rapprochent *Ps. concii* de *Ps. insubrica* (fig. 3 in GISIN et GAMA 1969: 292).

Description :

Taille: 1,9-3 mm. Pigment diffus sur tout le corps et sur les portions proximales des pattes. Yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 2,1-2,45. Les deux sensilles de l'organe antennaire III sont en forme de flamme de bougie, près



FIG. 3.

Pseudosinella concii. Griffe III, exemplaire de Bus del Pal.

desquels il y a quelques sensilles supplémentaires dorsoexternes de forme semblable, dont le nombre est variable, pouvant atteindre une dizaine (voir fig. 3 in GISIN et GAMA 1969: 292). Vers la partie apicale des antennes II et I, on trouve également quelques sensilles avec la même forme. Articles antennaires sans écailles. Macro-

chètes dorsaux: R000/00/0101+2, dont la disposition est indiquée sur la figure 14 in GISIN et GAMA 1970: 183; la trichobothrie céphalique dorsolatérale est présente. Chétotaxie de l'abd. II: -aBq₁q₂. Base du labium: m₁m₂Rel₁l₂; tous ces poils, à l'exception de R qui est cilié, sont lisses ou faiblement rugueux. Soies accessoires de l'abd. IV ne comprenant pas la soie s. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 4-6 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. La griffe (fig. 3) est très élancée et sa dent interne, très petite, est située à environ 40-43 % de sa crête interne. Les dents proximales, qui sont insérées au même niveau, sont aussi très peu développées et ont à peu près la même taille. Empodium fortement échancré dans les deux tiers distaux de son bord interne et présentant une dent externe minuscule (fig. 3). Ergot tibiotarsal pointu (fig. 3). La forme du mucron est un peu variable; sa dent apicale est généralement un peu plus longue que l'anteapicale, mais quelquefois, cette dent est presque aussi grande que l'apicale.

Stations :

Grottes de l'Italie du Nord:

Pozzo II Alpessina, Venezia Tridentina, Monte Baldo, l'holotype, leg. Conci et Galvagni, 24.VII.1942.

Bus de la Rena, Verona, Monti Lessini, 1 exemplaire, leg. S. Ruffo, VIII.1956.

Covoli di Velo, Selva di Progno, Verona, Monti Lessini, 1 exemplaire, leg. M. Paoletti, 10.IX.1967.

Buso delle Anguane, Cengio, Valdagno, Vicenza, Monti Lessini, 2 exemplaires, leg. M. Paoletti, 12.XII.1964.

Bus del Pal, Cansiglio, Belluno, Prealpi Trivenete, 2 exemplaires, leg. M. Paoletti, 12.IX.1965.

Idem, 8 exemplaires, leg. M. Paoletti, 16.X.1966.

4. *Pseudosinella dallaii* n. sp.

Fig. 4

Taxonomie et évolution :

La nouvelle espèce est généalogiquement très voisine de *Ps. concii*, car tous les caractères non adaptatifs sont identiques chez les deux espèces, qui se rapprochent encore par la conformation de la griffe, qui est élancée, et dont la dent impaire est très peu saillante et située à environ 40-43 % de la crête interne; néanmoins la griffe de *dallaii* (fig. 4) doit être moins évoluée que celle de *concii* (fig. 3) parce que moins élancée et possédant des dents proximales plus développées

et plus distales que *concii*. En outre, le bord interne de l'empodium est beaucoup moins fortement échancré chez *dallaii* (fig. 4) que chez *concii* (fig. 3), et les antennes sont en général moins longues que chez *concii*.

Par contre, chez la nouvelle espèce, la dent apicale du mucron est plus longue que chez *concii*, ce qui constitue probablement un caractère dérivé.

Ps. dallaii n. sp. se sépare encore de *Ps. concii* par la structure de l'organe antennaire III, qui ne possède pas de sensilles supplémentaires en forme de flamme de bougie, comme c'est aussi le cas chez *vandeli*.

Description :

Taille: 1,6-2,2 mm. Pigment disséminé sur tout le corps et sur les portions proximales des pattes. Yeux absents. Antennes/diagonale céphalique = 1,8-2.

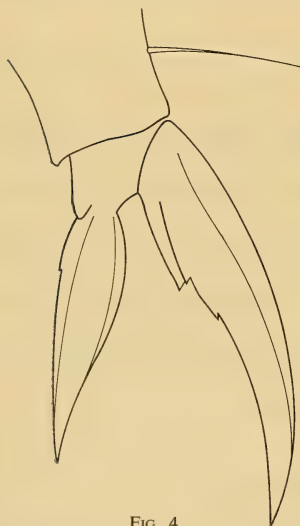


FIG. 4.

Pseudosinella dallaii n. sp. Griffe III, face antérieure. Paratype.

L'organe antennaire III se compose de deux sensilles en forme de flamme de bougie, n'existant pas de sensilles supplémentaires de forme semblable. Toutefois, vers l'apex de l'antenne II, il y a quelques sensilles avec la même forme. Articles antennaires sans écailles. Macrochètes dorsaux: R000/00/0101+2, dont la disposition est indiquée sur la figure 14 in GISIN et GAMA 1970: 183; la trichobothrie céphalique dorsolatérale existe. Chétotaxie de l'abd. II: -aBq₁q₂. Base du labium: m₁m₂Re₁l₁l₂; toutes ces soies, à l'exception de R qui est ciliée, sont lisses ou rugueuses. Soies accessoires de l'abd. IV ne comprenant pas la soie s. Chacune des plaques dorsoapicales du manubrium est pourvue de 2 poils internes et de 5 poils externes par rapport aux 2 pseudopores. La griffe (fig. 4) est un peu élancée et sa dent impaire, très peu saillante, se situe à environ 41-42% de sa crête interne. La dent proximale postérieure est légèrement

plus développée et plus basale que la proximale antérieure, dont la taille est plus grande que celle de la dent impaire. Empodium échancré dans la moitié distale de son bord interne, et dont le bord externe présente une dent minuscule (fig. 4). Ergot tibiotarsal pointu (fig. 4). La dent apicale du mucron est nettement plus longue que l'anteapicale.

Station :

Grotte de Veternica, environs de Zagreb, Croatie, Yougoslavie, 14 exemplaires mal conservés, leg. H. Coiffait, 12-13.VIII.1953, transmis par Cassagnau.

Types :

L'holotype et la plupart des paratypes, montés en préparation, sont déposés au Muséum d'Histoire naturelle de Genève. Un paratype, monté sur lame, se trouve au Laboratoire de Zoologie de l'Université de Toulouse, et un paratype, aussi en préparation, au Musée Zoologique de l'Université de Coïmbia. Toutes ces trois préparations contiennent aussi quelques spécimens de *Heteromurus nitidus*.

RÉSUMÉ

Cet article comprend les redescriptions de *Ps. alpina* GISIN, 1950, n. status et de *Ps. concii* GISIN, 1950, la description de *Ps. dallaii* n. sp. et de nouvelles trouvailles de *Ps. insubrica* GISIN et GAMA, 1969. Les relations de parenté entre ces quatre espèces cavernicoles du groupe *vandeli*, provenant de régions voisines, sont également considérées.

ZUSAMMENFASSUNG

Neben der Wiederbeschreibung von *Pseudosinella alpina* GISIN, 1950, n. status und *Pseudosinella concii* GISIN, 1950, wird *Pseudosinella dallaii* n. sp. beschrieben und neue Funde von *Pseudosinella insubrica* GISIN und GAMA, 1969 gemeldet. Die Verwandtschaftsbeziehungen zwischen diesen vier höhlenbewohnenden Arten der Gruppe *vandeli*, die in benachbarten Gebieten vorkommen, werden besprochen.

SUMMARY

This article deals with the redescriptions of *Ps. alpina* GISIN, 1950, n. status and of *Ps. concii* GISIN, 1950, the description of *Ps. dallaii* n. sp. and new findings of *Ps. insubrica* GISIN et GAMA, 1969. The relationship between these four cavernicolous species of the *vandeli* group, coming from neighbouring regions, are considered too.

BIBLIOGRAPHIE PRINCIPALE

- BERNASCONI, R. 1962. *Über einige für die Schweiz neue oder seltene höhlenbewohnende Insekten, Crustaceen und Mollusken*. Rev. suisse Zool. 69: 67-76.
- DENIS, J. R. 1938. *Collemboli di Caverne italiane*. Nota preventiva. Grotte Ital. s.2,2: 1-6.
- 1938a. *Collemboles d'Italie principalement cavernicoles*. Boll. Soc. adriat. Sci. natur. Trieste 36: 95-165.
- GISIN, H. 1950. *Quelques Collemboles cavernicoles d'Italie du Nord*. Boll. Soc. ent. ital. 80: 93-95.
- 1960. *Collemboles cavernicoles de la Suisse, du Jura français, de la Haute-Savoie et de la Bourgogne*. Rev. suisse Zool. 67: 81-99.
- 1960a. *Collembolenfauna Europas*. Genève, 312 S.
- 1964. *Collemboles d'Europe. VII*. Rev. suisse Zool. 71: 649-678.
- 1967. *Deux Lepidocyrtus nouveaux pour l'Espagne*. Eos 42: 393-396.
- 1967a. *Espèces nouvelles et lignées évolutives de Pseudosinella endogés*. Mem. Est. Mus. zool. Univ. Coimbra 301: 1-21.
- GISIN, H. et M. M. DA GAMA, 1969. *Deux espèces nouvelles de Pseudosinella cavernicoles*. Rev. suisse Zool. 76: 289-295.
- 1970. *Pseudosinella cavernicoles de France*. Rev. suisse Zool. 77: 161-188.
- JEANNEL, R. et E. G. RACOVITZA, 1929. *Énumération des grottes visitées 1918-1927 (septième série)*. Biospeologica LIV. Arch. Zool. exp. gén. 68: 293-608.
-

Vergleich des räumlichen Verhaltens von Schmelz- mit Dentinkronenrelief im Dauergebiss der Katze

von

Markus ACHERMANN

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Fribourg (Schweiz)
Direktor: Prof. Dr. med. A. Fallner

Mit 17 Abbildungen und 1 Tabelle

EINLEITUNG

KRAUS (1952) hat Schmelzrelief mit Dentinrelief der Zahnkrone des unteren ersten Molaren prähistorischer Indianerschädel aus Arizona verglichen. FALLER und NAGER (1960) sowie NAGER (1960) und DUSS (1963) untersuchten mit Hilfe elektrolytischer Entkalkung systematisch die Beziehung zwischen Schmelzkronen- und Dentinkronenrelief sowohl am Dauer- wie am Milchgebiss des Menschen. KORENHOF (1960 und 1963) beschrieb die Innenseite der Schmelzschicht und wies auf die vergleichend-anatomische Bedeutung der Schmelz-Dentingrenze hin. Es lag nahe, ähnliche Untersuchungen auf das Gebiss der verschiedenen Säugetiergruppen auszudehnen, da sich aus dem Vergleich von Schmelz- und Dentinkronenrelief möglicherweise neue Anhaltspunkte für die phylogenetische Betrachtung ergeben könnten. KÜNZLI (1964) verglich das räumliche Verhalten von Dentinrelief und Schmelzrelief an Rinderzähnen, KNECHT (1964) an Rattenzähnen, LANDOLT (1967) an Schweinezähnen. Die vorliegende Arbeit will durch Untersuchungen an Katzenzähnen entsprechende Daten für das Raubtiergebiss gewinnen.

UNTERSUCHUNGSGUT UND TECHNIK

Zur vorliegenden Untersuchung dienten 25 vollständige Gebisse in mazerierten Schädeln von teils männlichen, teils weiblichen ausgewachsenen Hauskatzen. Die

a



b

ABB. 1a.

Unentkalkte rechte Oberkieferhälfte mit den drei Inzisiven, dem Caninus und den Prämolaren. Buccale Ansicht.

ABB. 1b.

Entkalkte rechte Oberkieferhälfte mit den drei Inzisiven, dem Caninus und den Prämolaren. Buccale Ansicht.

Schmelz- und Dentinkronen wurden mit Hilfe eines „Olympus“ Stereomikroskopes untersucht. Die Kronenmasse wurden an 15 vollständigen Gebissen genommen: Grösste Höhe (= senkrechter Abstand von der höchsten Kronenspitze bis zum Zingulumrand), grösste bucco-palatinal resp. bucco-linguale Breite, grösster mesio-distaler Durchmesser. Zur raschen Darstellung der Dentinkrone wurde mit elektrolytischer Entkalkung (FALLER und NAGER 1960) der Schmelz zerstört. Die Gebisse wurden in folgender Lösung entkalkt:

Ameisensäure	85 %ig	50 cm ³
HCl	25 %ig	40 cm ³
Aqua dest.		410 cm ³

Bei ca. 30 Grad betrug die Entkalkungszeit für einzelne Zähne, je nach Grösse, ca. 3—5 Stunden, für Kieferknochen mit Zähnen ca. 7—8 Stunden. Die entkalkten Zähne wurden in 4%igem Formal aufbewahrt. Die Fotos wurden mit einer Sinar, Berufskamera mit Baukastensystem, aufgenommen. Die Kamera hatte ein Zeiss-Tessar-Objektiv. Die Vergrösserung der Kieferhälften beträgt 1:1, die der Einzelzähne 1:2.

BESCHREIBUNG DER SCHMELZKRONEN DER KATZENZÄHNE

Im Oberkiefer befinden sich im definitiven Gebiss der Katze beiderseits Inzisiven, 1 Caninus, 3 Prämolaren und 1 Molar (Abb. 1a); im Unterkiefer 3 Inzisiven, 1 Caninus, 2 Prämolaren und 1 Molar (Abb. 2a). Wir folgen mit dieser Einteilung der Arbeit von ANDRES (1926), während ältere Autoren M_1 im Unterkiefer als P_3 bezeichnen.

INZISIVEN DES OBER- UND UNTERKIEFERS

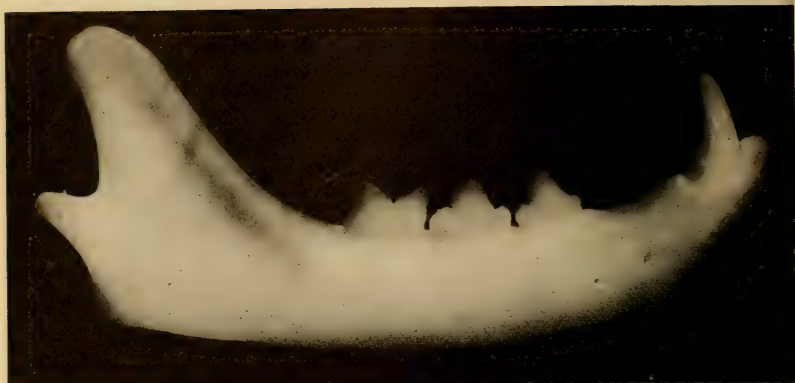
Die Schneidezähne der Katze nehmen von mesial nach distal an Grösse zu und sind im Oberkiefer kräftiger ausgebildet als im Unterkiefer.

I_1 und I_2 im Oberkiefer sind einander ähnlich. Der zentrale Inzisivus ist etwas kleiner als der laterale. Beide haben eine gewölbte und glatte labiale Fläche. Die palatinal Seite ist schwach ausgehöhlt und hat eine Querrfurche sowie zwei undeutliche Längsfurchen, die den Zahn dreilappig erscheinen lassen. Die palatinal Fläche wird von einem Tuberkulum, das auf die Querrfurche folgt, abgeschlossen. An der Inzisalkante sieht man deutlich ein mittleres und zwei laterale Höckerchen (Abb. 1a, 3a, 4a).

I_3 des Oberkiefers hat eine grössere Krone als die beiden andern Inzisiven. Die Krone ist meisselförmig und besitzt auf der lingualen Seite eine von distal nach mesial verlaufende Querrfurche. Auf der labialen Seite erkennen wir einen apikalen Randwulst (Abb. 1a, 5a).

I_1 und I_2 des Unterkiefers sind einander ebenfalls sehr ähnlich. I_1 ist etwas kleiner als I_2 . Sowohl die labiale wie die linguale Fläche der Krone ist leicht gewölbt. Die beiden Zähne erhalten dadurch die Form eines kleinen Nagels. Die Inzisalkante hat zwei undeutliche Einkerbungen, so dass drei kleine Zacken entstehen, die aber nicht so ausgeprägt sind wie bei den Inzisiven im Oberkiefer (Abb. 2a, 6a, 7a).

a



b

Abb. 2a.

Unentkalkte rechte Hälfte der Mandibula mit den drei Inzisiven, dem Caninus, den zwei Prämolaren und dem Molaren. Buccale Ansicht.

Abb. 2b.

Entkalkte rechte Hälfte der Mandibula mit den drei Inzisiven, dem Caninus, den zwei Prämolaren und dem Molaren. Buccale Ansicht.

Abb. 8a. Dritter unterer rechter Schneidezahn mit Schmelzkrone. Labiale Ansicht. Die Inzisalkante bildet einen stumpfen Winkel, wobei der distale Schenkel länger ist als der mesiale.

Abb. 8b. Dritter unterer rechter Schneidezahn mit Dentinkrone. Labiale Ansicht. Die Inzisalkante erscheint dachförmig, wobei die distale Dachhälfte leicht konkav und länger als die mesiale erscheint.

3 a

3 b

4 a

4 b

5 a

5 b



ABB. 3a. Erster oberer rechter Schneidezahn mit Schmelzkrone. Mesiale Ansicht.
Querfurche und palatinales Tuberkulum gut sichtbar.

ABB. 3b. Erster oberer rechter Schneidezahn mit Dentinkrone. Mesiale Ansicht.
Die palatinale Querfurche und das kleine Höckerchen sind ebenfalls gut sichtbar.

ABB. 4a. Zweiter oberer rechter Schneidezahn mit Schmelzkrone. Distale Ansicht.
Man sieht eine deutliche Querfurche wie beim ersten Inzisiven und ein palatinales Tuberkulum.

ABB. 4b. Zweiter oberer rechter Schneidezahn mit Dentinkrone. Distale Ansicht.
Die palatinal gelegene Querfurche ist etwas ausgeebnet, das Tuberkulum abgeflacht.

ABB. 5a. Dritter oberer rechter Schneidezahn mit Schmelzkrone. Mesiale Ansicht.
Palatinale Querfurche und Tuberkulum gut ausgeprägt.

ABB. 5b. Dritter oberer rechter Schneidezahn mit Dentinkrone. Mesiale Ansicht.
Die buccale Seite ist eben und bildet mit der leicht konkaven palatinalen Seite
in der Kaukante einen spitzen Winkel. Das Tuberkulum ist zu einer Spitze ausgezogen.

6 a

6 b

7 a

7 b

8 a

8 b



ABB. 6a. Erster unterer rechter Schneidezahn mit Schmelzkrone. Distale Ansicht.
Die linguale und labiale Kronenfläche ist leicht gewölbt. Lingual sieht man ein Tuberkulum.

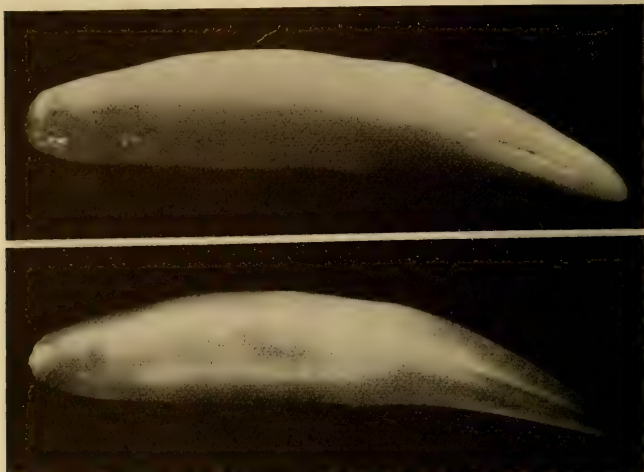
ABB. 6b. Erster unterer rechter Schneidezahn mit Dentinkrone. Distale Ansicht.
Die labiale Fläche ist leicht konvex, die linguale plan und wird
von einem Tuberkulum abgeschlossen.

ABB. 7a. Zweiter unterer rechter Schneidezahn mit Schmelzkrone. Linguale Ansicht.
Das mittlere Höckerchen der Kaukante wird durch zwei kleine Eindellungen
von den beiden lateralen Tuberkula abgegrenzt.

ABB. 7b. Zweiter unterer rechter Schneidezahn mit Dentinkrone. Linguale Ansicht.
Die zwei lateralen Tuberkula sind ausgeprägt, das mittlere Höckerchen ist kaum sichtbar.

I_3 im Unterkiefer hat eine ähnliche Form wie die beiden andern Inzisiven. Seine Krone ist grösser und breiter. Die Inzisalkante bildet von labial betrachtet einen stumpfen Winkel, wobei der distale Schenkel länger ist als der mesiale (Abb. 2a, 8a). Schmelzkronenmasse siehe Tabelle 1.

a



b

ABB. 9a.

Oberer rechter Eckzahn mit Schmelzkrone. Labiale Ansicht.
Die charakteristische Längsleiste läuft nicht ganz bis zur Kronenspitze aus.

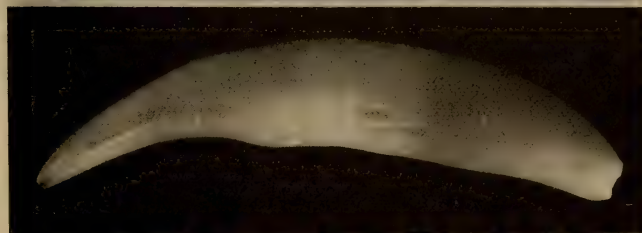
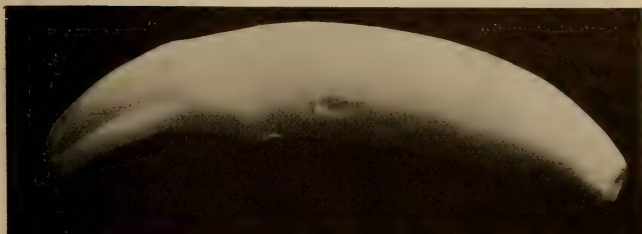
ABB. 9b.

Oberer rechter Eckzahn mit Dentinkrone. Labiale Ansicht.
Die Leiste endet in der Kronenspitze.

CANINI DES OBER- UND UNTERKIEFERS

Die vier Canini, Hakenzähne genannt, sind im Vergleich zu den Schneidezähnen sehr kräftig ausgebildet. Im Oberkiefer sind sie grösser als im Unterkiefer. Die Canini sind apical konvex gebogen und erhalten so die Form eines Dolches. Nach labial haben sie eine stark entwickelte Leiste, die charakteristisch für die Canini der Feliden ist (WEISS 1911). Am basalen Ende der Krone sehen wir ein mehr oder weniger gut ausgebildetes Zingulum (Abb. 1a, 2a, 9a, 10a). Schmelzkronenmasse siehe Tabelle 1.

a



b

ABB. 10a.

Unterer rechter Eckzahn mit Schmelzkrone. Labiale Ansicht.
Die charakteristische Längsleiste und das basale Zingulum sind gut sichtbar.

ABB. 10b.

Unterer rechter Eckzahn mit Dentinkrone. Labiale Ansicht.
Die Längsleiste verläuft bis zur Kronenspitze,
das basale Zingulum ist nur schwach angedeutet.

a

b



ABB. 11a.

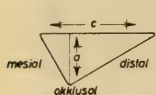
Zweiter oberer rechter Prämolare mit Schmelzkrone.
Palatinale Ansicht.
Die Kaukante bildet nahezu ein rechtwinkliges Dreieck,
wobei der distale Schenkel länger ist als der mesiale.

ABB. 11b.

Zweiter oberer rechter Prämolare mit Dentinkrone.
Palatinale Ansicht.
Gleiches Verhalten wie bei der Schmelzkrone.

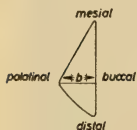
P₂ IM OBERKIEFER

Bei stets fehlendem P₁ ist P₂ des Oberkiefers ein kleiner, einhöckeriger Zahn, der im Diasthema zwischen Caninus und P₃ steht und nicht okkludiert. Er kann auch fehlen (HABERMEHL 1961). Die Krone von P₂ bildet, buccal betrachtet, in den meisten Fällen ein nahezu rechtwinkliges Dreieck, dessen Hypothense mesio-



buccale Ansicht

distal verläuft und dessen distaler Schenkel grösser ist als der mesiale (Abb. 11a). Auf der okklusalen Fläche sieht man ebenfalls ein Dreieck, dessen Basis mesio-distal liegt und dessen mesio-palatinal Seite geradlinig, dessen disto-palatinal abgerundet erscheint. Die Schmelzkronen (siehe Tabelle 1) wurden, wie in Abb. 11c dargestellt, gemessen.



okklusale Ansicht

Abb. 11c.

Kronenmasse
bei P₂ im Oberkiefer.

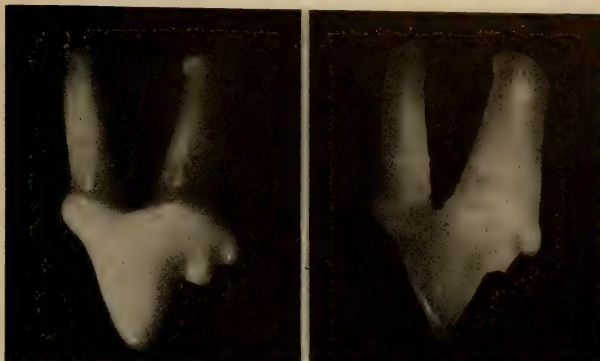
P₃ IM OBERKIEFER

In der Regel sind bei den Oberkiefer- wie bei den Unterkieferbackenzähnen nur die buccalen Höcker gut ausgebildet. Die palatinalen bzw. lingualen Höcker sind entweder verkümmert oder fehlen ganz (REINHARDT 1962). Die Krone von P₃ besitzt zwei Höcker, einen oralen oder vorderen Haupt- und einen aboralen oder hinteren Nebenhöcker. ELLENBERGER und BAUM (1943) sowie GAUNT (1959)

benennen sie im Sinne der Trituberculartheorie als Para- und Metaconus. Ausserdem besitzt die Krone von P₃ ein gut ausgeprägtes Zingulum mit einer deutlichen oralen und aboralen Zingulumspitze (Abb. 1a, 12a). Schmelzkronenmasse siehe Tabelle 1.

P₄ IM OBERKIEFER

P₄ ist bei der Katze der Reisszahn des Oberkiefers. Er ist der kräftigste der Oberkieferbackenzähne. Die Krone besitzt auf der buccalen Seite zwei Haupthöcker, den oralen Para- und den aboralen Metaconus (Abb. 1a). Auf der palatinalen Seite springt im vorderen Abschnitt ein kleiner Nebenhöcker vor, der Protoconus (Abb. 13a). P₄ besitzt, wie alle Backenzähne, ein gut ausgebildetes Zingulum. Im oralen Bereich ist es zu einem deutlichen Höckerchen ausgezogen, so dass die Kaufläche vierhöckerig erscheint (Abb. 13a). Okklusal betrachtet gleicht das Kronenrelief einem gleichseitigen Dreieck. Die Spitze wird vom aboralen Metaconus, die Basis vom palatinalen Protoconus und dem Zingulumhöckerchen gebildet. Schmelzkronenmasse siehe Tabelle 1.



a

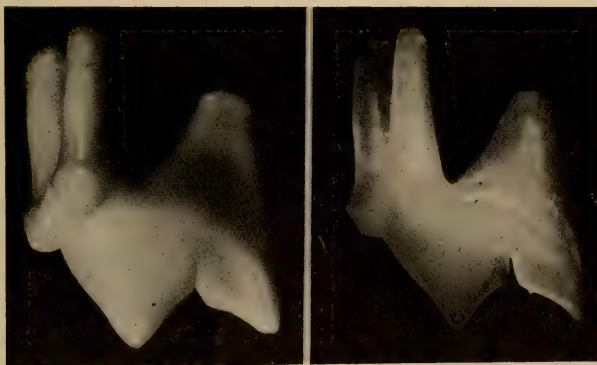
ABB. 12a.

b

Dritter oberer rechter Prämolare mit Schmelzkrone. Palatinale Ansicht.
Man sieht den Haupt- und Nebenhöcker sowie die beiden Zingulumhöckerchen.

ABB. 12b.

Dritter oberer rechter Prämolare mit Dentinkrone. Palatinale Ansicht.
Haupt- und Nebenhöcker laufen spitzig aus. Das Zingulum ist gut erkennbar.



a

ABB. 13a.

b

Vierter oberer rechter Prämolare mit Schmelzkrone. Palatinale Ansicht.
Man beachte den palatinal gelegenen Nebenhöcker.

ABB. 13b.

Vierter oberer rechter Prämolare mit Dentinkrone. Palatinale Ansicht.
Die beiden Haupthöcker werden von einem deutlichen Einschnitt voneinander getrennt.

M₁ IM OBERKIEFER

M₁ steht quer zur Längsachse des Kiefers. Die Krone besitzt in der Regel zwei kleine, undeutliche buccale Höckerchen, den Para- und den Metaconus, und eine nur kleine linguale Spitze, den Protoconus. Es entsteht so eine kleine horizontale Kaufläche (Abb. 14a). Schmelzkronenmasse siehe Tabelle 1.

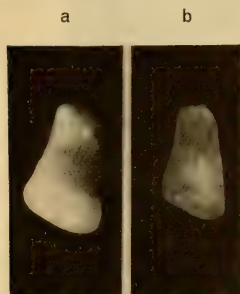


ABB. 14a.

Oberer rechter Molar mit Schmelzkrone.
Okkluso-distale Ansicht.
Die Okklusalfäche ist nahezu plan, das linguale
und buccale Höckerchen kaum sichtbar.

ABB. 14b.

Oberer rechter Molar mit Dentinkrone. Okklusodistale Ansicht.
Man sieht eine kleine Eindellung, die eine buccale
von einer lingualen Erhebung trennt.

P₃ UND P₄ IM UNTERKIEFER

Im Unterkiefer fehlen P₁ und P₂ (HABERMEHL 1961). Die Krone von P₃ besitzt zwei Höcker, einen grossen Haupthöcker, das Protoconid, und einen kleinen aboralen Nebenhöcker, das Hypoconid. Das deutliche Zingulum ist oral und aboral zu einer kleinen Spitze aufgezogen (Abb. 2a, 15a). P₄ gleicht P₃, hat aber eine grössere Krone. Schmelzkronenmasse siehe Tabelle 1.

M₁ IM UNTERKIEFER

M₁ ist der Reisszahn des Unterkiefers. Er ist der grösste aller Unterkieferzähne. Die Krone besitzt zwei gleich grosse Höcker, das Protoconid und das Hypoconid (Abb. 2a). Die aborale Zingulumspitze ist nur undeutlich zu erkennen, oral fehlt sie ganz (Abb. 17a). Schmelzkronenmasse siehe Tabelle 1.

BESCHREIBUNG DER DENTINKRONEN DER KATZENZÄHNE**INZISIVEN DES OBER- UND UNTERKIEFERS**

I₁ und I₂ des Oberkiefers sind einander ähnlich, unterscheiden sich aber durch die Grösse. I₁ ist kleiner als I₂. Die Inzisalkante der Dentinkrone besitzt mesial und distal einen kleinen Randwulst, der von einer geringen Eindellung nach der

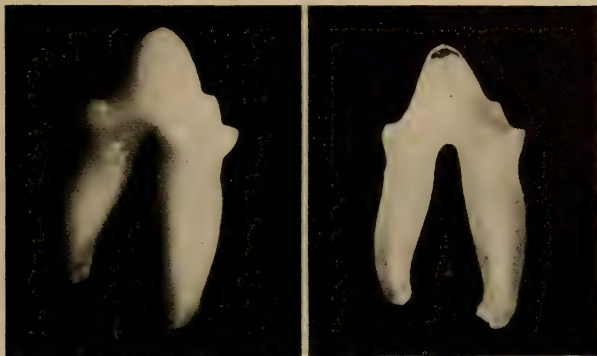
**a**

ABB. 15a.

b

Dritter unterer rechter Prämolare mit Schmelzkrone. Linguale Ansicht.
Haupt- und Nebenhöcker sowie das mesiale und distale Zingulumhöckerchen sind gut sichtbar.

ABB. 15b.

Dritter unterer rechter Prämolare mit Dentinkrone. Linguale Ansicht.
Man beachte das gut ausgeprägte Zingulum.

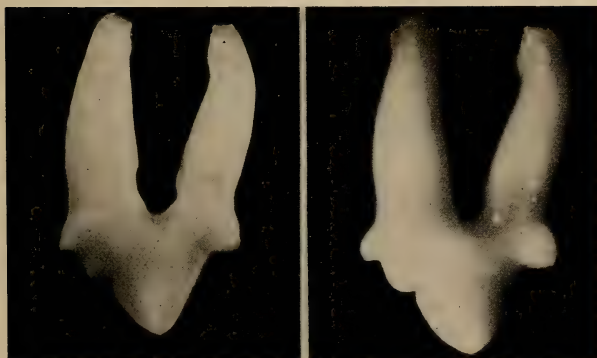
**a**

ABB. 16a.

b

Vierter unterer rechter Prämolare mit Schmelzkrone. Linguale Ansicht.
Ähnliche Form wie beim dritten Prämolaren.

ABB. 16b.

Vierter unterer rechter Prämolare mit Dentinkrone. Linguale Ansicht.
Der Verlauf der Höcker ist spitzer als bei der Schmelzkrone.

Mitte zu abgelöst wird. In der Mitte ist die Okklusalkante zu einem kleinen Kegel aufgeworfen. Dadurch erscheint das Kronenrelief dreizackig (Abb. 1b). Die labiale Seite der Dentinkrone ist glatt und bauchig gewölbt. Die palatinale Fläche ist ebenfalls glatt und fällt schräg ab. Es folgt eine Querrinne und schliesslich ein Tuberkulum, das mit seinem palatinalen Abhang gegen den Kronenrand ausläuft (Abb. 3b, 4b).

I₃ des Oberkiefers ist wesentlich grösser als *I₁* und *I₂*. Von labial betrachtet ist die Inzisalkante der Dentinkrone dreieckig, wobei der distale Schenkel sich als länger und steiler verlaufend darstellt (Abb. 1b). Die labiale Fläche ist eben und bildet mit der palatinalen Seite in der Inzisalkante einen spitzen Winkel. Palatinal sehen wir eine deutliche, von der mesialen Kaukante nach distal gingival schräg verlaufende Querrinne. Diese Querrinne wird durch einen Wall begrenzt, der am Kronenhals in die Wurzel ausläuft (Abb. 5b).

I₁ und I₂ im Unterkiefer haben in der Inzisalkante drei nur undeutlich sichtbare Höckerchen, wobei das mittlere, das kleinste, durch zwei kleine Eindellungen von den beiden lateralen Tuberkula abgegrenzt ist. Gegen die approximalen Seiten zu sind die lateralen Höckerchen leicht ausladend (Abb. 2b). Die labiale Fläche ist leicht konvex. Die dreieckige linguale Fläche ist plan und wird von einem Tuberkulum abgeschlossen.

I₃ des Unterkiefers hat von labial betrachtet eine dachförmige Dentinkrone, wobei die beiden Dachhälften plan bis konkav erscheinen; die mesiale Hälfte ist kürzer als die distale (Abb. 8a). Die linguale Fläche ist plan und mündet in ein kleines Tuberkulum. Die approximalen Flächen erscheinen im oberen Drittel der Dentinkrone leicht ausgebuchtet. Dentinkronenmasse siehe Tabelle 1.

CANINI DES OBER- UND UNTERKIEFERS

Die Dentinkrone des oberen Caninus ist grösser als die des unteren. Sie haben beide die Form eines spitzen Kegels, der distal konkav, mesial konvex gebogen ist. Die unteren Canini sind mehr gebogen als die oberen. Auf der labialen Seite zieht eine deutliche Leiste bis zur Kronenspitze. Ein schwach angedeutetes Zingulum ist in den meisten Fällen vorhanden (Abb. 1b, 2b, 9b, 10b). Dentinkronenmasse siehe Tabelle 1.

P₂ IM OBERKIEFER

Die Dentinkrone von P₂ buccal und palatinal betrachtet hat die Form eines Dreiecks; die Basis verläuft parallel zum Alveolarrand. Der distale Schenkel ist länger und fällt flacher ab als der mesiale. Der Winkel, den die beiden Schenkel bilden, ist ungefähr 90° (Abb. 1b, 11b). Das Basisrelief ist ebenfalls ein Dreieck,

dessen Basis mesio-distal verläuft und deren Schenkel nach palatinal einen stumpfen Winkel zueinander bilden. Der mesio-palatinal Schenkel ist etwas länger als der disto-palatinal. Dentinkronenmasse siehe Tabelle 1.

P₃ IM OBERKIEFER

Betrachtet man die Dentinkrone von buccal oder palatinal, so sieht man eine pyramidenförmige Erhebung, die auf einem Wall ruht, der die Krone gürtelartig umfasst und der mesial und distal ein kleines Höckerchen aufwirft. Mesial ist dieses Höckerchen abgerundet, distal eher kantig. Der mesiale Abhang der Pyramide ist gerade, der distale wird treppenförmig durch eine kleine Zacke unterbrochen (Abb. 1b, 12b). Okklusal betrachtet bildet das Basisrelief ein Dreieck, dessen Basis mesio-distal verläuft und deren Schenkel palatinal einen stumpfen Winkel bilden. Dentinkronenmasse siehe Tabelle 1.

P₄ IM OBERKIEFER

Bei buccaler Ansicht besteht die Dentinkrone von P₄ aus drei Spitzen. Das kleine mesiale Höckerchen scheint von disto-mesial, parallel zum Alveolarrand verlaufenden Wall aufgeworfen zu sein. Es folgt nach distal ein kegelförmiger Haupthöcker, der durch einen kleinen Spalt vom zweiten, kammförmigen Haupthöcker getrennt ist (Abb. 1b). Mesio-palatinal erhebt sich ein kleiner kegelförmiger Nebenhöcker. Die Dentinkrone von P₄ besitzt demnach vier Spitzen. Auch auf der palatinalen Seite wird die Kronenbasis von einem wallförmigen Gürtel umgeben (Abb. 13b). Das okklusal betrachtete Basisrelief gleicht einem gleichschenkligen Dreieck, dessen Basis vom mesio-buccalen bzw. mesio-palatinalen Nebenhöckerchen, dessen Spitze von der Grundfläche des distalen, kammförmigen Haupthöckers gebildet wird. Dentinkronenmasse siehe Tabelle 1.

M₁ IM OBERKIEFER

Das okklusale Relief der Dentinkrone von M₁ ist beinahe plan. Buccal weist es ein deutliches Höckerchen auf. Es folgt gegen lingual eine kleine Eindellung und dann eine kleine, kaum sichtbare Erhebung. Ein linguales Höckerchen ist eher wieder ausgeprägter (Abb. 14a). Dentinkronenmasse siehe Tabelle 1.

P₃ UND P₄ IM UNTERKIEFER

Die Dentinkrone des P₃ im Unterkiefer ist durch einen grossen, pyramidenförmigen Haupthöcker charakterisiert, an dessen distalem Abhang sich noch ein kleiner Nebenhöcker erhebt. Die Basis der beiden Höcker liegt auf dem Zingulum,

das mesial und distal zu einer markanten Spitze ausgezogen ist (Abb. 2b, 15b). Die grössere Dentinkrone des P_4 zeigt ein entsprechendes Dentinrelief. Dentinkronenmasse siehe Tabelle 1.

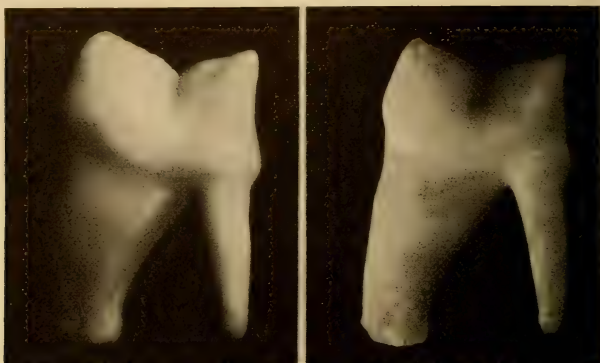
**a**

ABB. 17a.

b

Unterer rechter Molar mit Schmelzkrone. Linguale Ansicht.
Die beiden Haupthöcker sind gut ausgeprägt.

ABB. 17b.

Unterer rechter Molar mit Dentinkrone. Linguale Ansicht.
Die beiden Haupthöcker sind durch einen deutlichen Spalt voneinander getrennt.

M_1 IM UNTERKIEFER

M_1 hat zwei gleich grosse Höcker, die durch einen deutlichen Einschnitt voneinander getrennt sind. Die Höcker bilden von lingual betrachtet viereckige Flächen, die flügelartig einen stumpfen Winkel zueinander bilden, dessen Spitze im Einschnitt liegt. Die Höckerbasis ist von einem Wall gürtelartig umgeben, der distal in eine leichte Erhebung, mesial spitz ausläuft. Dentinkronenmasse siehe Tabelle 1.

VERGLEICH VON SCHMELZKRONEN UND DENTINKRONEN DER KATZENZÄHNE

FALLER und NAGER (1960) bezeichnen als « ursprüngliches oder primäres Kronenrelief » das Dentinkronenrelief, da es der Schmelz-Dentingrenze der Zahnanlage entspricht. Für seine Form sind keine funktionellen, sondern nur wachstumsbedingte Faktoren verantwortlich; es ist erblich festgelegt. Von einem

« primär-definitiven Kronenrelief » sprechen die genannten Autoren, wenn alle Merkmale der Schmelz-Dentingrenze sich im Schmelzrelief der Zahnkrone wiederfinden. Unter „primär-vorübergehendem Kronenrelief“ verstehen sie jene Reliefeigentümlichkeiten, die wohl an der Schmelz-Dentingrenze angelegt wurden, später aber in der Schmelzkrone nicht mehr erkennbar sind. Alle Merkmale, die an der Schmelz-Dentingrenze noch nicht ausgeprägt sind, später aber in der Schmelzkrone auftreten, werden „sekundäres Kronenrelief“ benannt.

Im Katzegebiss ganz allgemein herrschen die „primär-definitiven“ Eigentümlichkeiten vor. Alle charakteristischen Höcker, Spitzen und Eindellungen, die man in der Schmelzkrone findet, zeigen sich schon in der Dentinkrone. Bei I_1 und I_2 im Oberkiefer sieht man bei der Schmelzkrone auf der lingualen Seite zwei kleine Längsfurchen, die bei der Dentinkrone fehlen. Es ist dies somit ein „sekundäres Kronenreliefmerkmal“.

Die Dentinkronen von I_1 und I_2 im Unterkiefer haben eine plane linguale Fläche im Gegensatz zur konvex gebogenen der Schmelzkrone.

Die Dentinkronen der Canini im Ober- und Unterkiefer unterscheiden sich von den Schmelzkronen dadurch, dass ihre charakteristische labiale Leiste bis zur Kronenspitze ausläuft und nicht ca. 1 mm davor endet (Abb. 9a, 9b, 10a, 10b). Sie ist im Verhältnis zur Zahnlänge der Schmelzkrone kürzer geworden. Bei der Dentinkrone von P_4 im Oberkiefer werden die beiden Haupthöcker durch einen deutlichen Spalt voneinander getrennt, was bei der Schmelzkrone nur durch eine kleine Einkerbung im Schmelz angedeutet wird (Abb. 13a, 13b). Ein ähnliches „sekundäres“ Reliefmerkmal finden wir bei M_1 im Unterkiefer, wo ebenfalls bei der Dentinkrone die beiden Haupthöcker durch einen deutlichen Einschnitt voneinander getrennt sind (Abb. 17a, 17b).

Bei den übrigen Zähnen finden wir zwischen Schmelz- und Dentinkrone keine speziellen Unterschiede, ausser dass bei der Schmelzkrone alle Kanten, Spitzen und Höcker abgerundet, die Eindellungen und Fissuren mehr oder weniger ausgeebnet erscheinen.

Für die Diskussion um die Benennung des hintersten Unterkieferzahnes als M_1 oder P_3 lässt sich am Dentinkronenrelief kein neues Argument gewinnen.

ZUSAMMENFASSUNG

1. An 25 vollständigen Gebissen mazerierter Schädel von Hauskatzen wurden nach elektrolytischer Entkalkung Schmelz- und Dentinkrone miteinander verglichen und die Kronenmasse ausgemessen.
2. Das am Beispiel der Katze untersuchte Felidengebiss erweist sich im Vergleich von Schmelz- mit Dentinkronenrelief als überaus formähnlich.
3. Es lässt sich daraus auf eine grosse Formbeständigkeit des Felidengebisses schliessen.

RÉSUMÉ

1. Le relief de l'émail, de même que celui de la dentine après décalcification électrolytique de 25 dentures complètes du chat domestique sont comparés entre eux et mesurés.
2. Ainsi que le démontre la comparaison entre le relief de l'émail et celui de la dentine du chat domestique, la forme de la limite émail-ivoire s'avère extrêmement ressemblante au relief de la couronne dentaire.
3. Dès lors le relief de la denture des félidés démontre une constance remarquable.

SUMMARY

1. The enamel-crown and dentine-crown after electrolytical decalcification in 25 complete dentitions of the domestic cat have been compared and measurements have been taken.
2. As demonstrated by the comparison of enamel- and dentine-crown surface in the domestic cat, the form of the enamel-dentin limit is very similar to the dental crown.
3. The surface form of the dentition is remarkably constant in the Felidae.

TABELLE 1.

Zusammenstellung der Durchschnittsmasse von Schmelzkrone und Dentinkrone.

a. Grösste Kronenhöhe in mm

Oberkiefer	I ₁	I ₂	I ₃	C	P ₂	P ₃	P ₄	M ₁
Schmelzkrone	1,4	1,8	2,8	8,3	1,3	4,5	4,9	1,6
Dentinkrone	1,1	1,2	2,7	7,1	1,0	3,9	4,4	1,3
Differenz	0,3	0,6	0,1	1,2	0,3	0,6	0,5	0,3
Unterkiefer	I ₁	I ₂	I ₃	C		P ₃	P ₄	M ₁
Schmelzkrone	1,1	1,4	1,6	7,3		3,8	4,3	4,6
Dentinkrone	0,6	1,0	1,3	6,3		3,1	3,9	4,0
Differenz	0,5	0,4	0,3	1,0		0,7	0,4	0,6

b. Grösste bucco-palatinal bezw. bucco-linguale Breite in mm

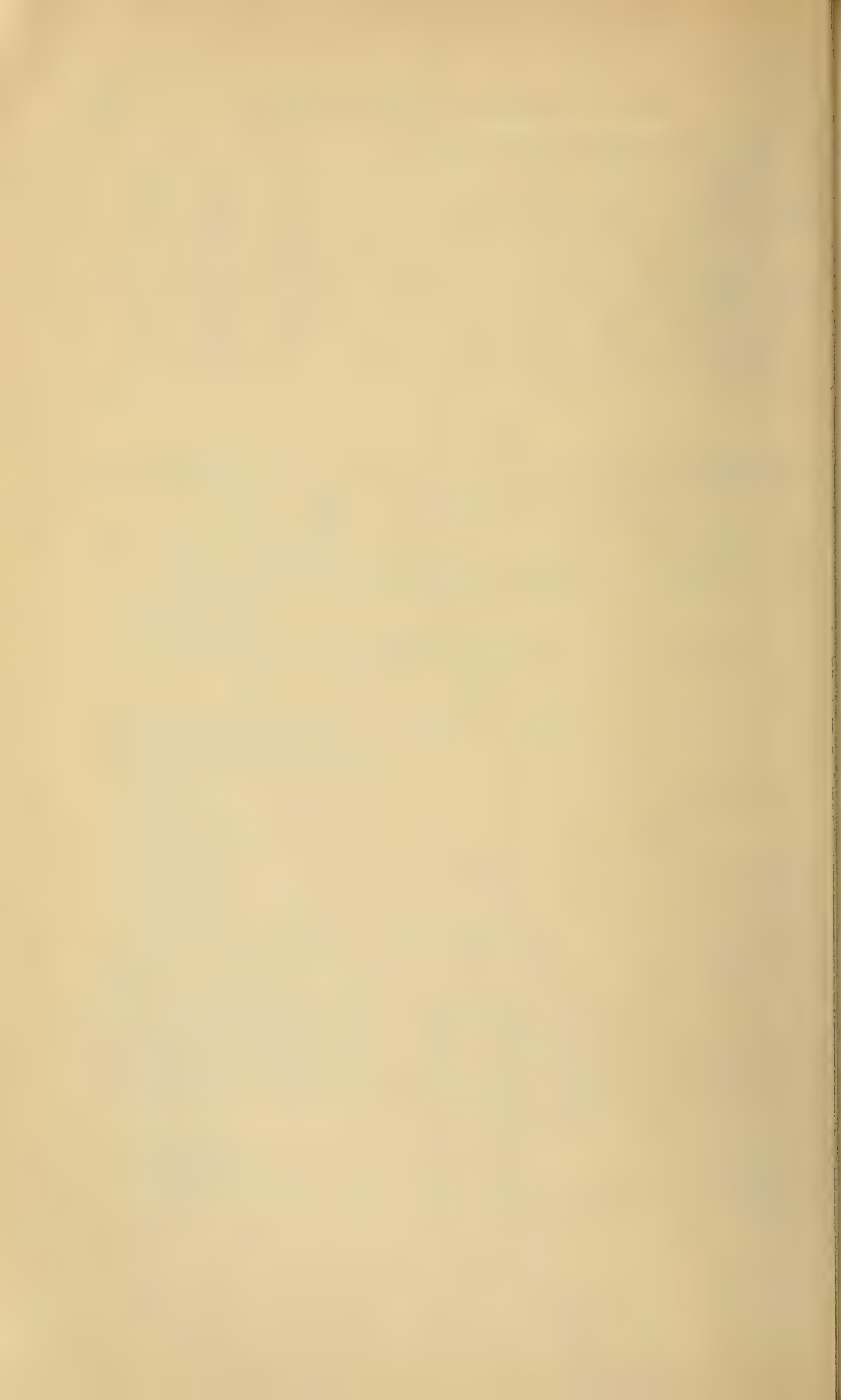
Oberkiefer	I ₁	I ₂	I ₃	C	P ₁	P ₃	P ₄	M ₁
Schmelzkrone	1,4	1,6	2,1	3,2	1,4	2,9	5,0	2,9
Dentinkrone	1,1	1,3	1,8	3,1	1,1	2,6	4,6	2,7
Differenz	0,3	0,3	0,3	0,1	0,3	0,3	0,4	0,2
Unterkiefer	I ₁	I ₂	I ₃	C		P ₃	P ₄	M ₁
Schmelzkrone	1,1	1,4	1,7	3,0		2,4	2,8	3,1
Dentinkrone	0,8	1,1	1,3	2,8		2,0	2,5	2,6
Differenz	0,3	0,3	0,4	0,2		0,4	0,3	0,5

c. Grösster mesio-distaler Durchmesser in mm

Oberkiefer	I ₁	I ₂	I ₃	C	P ₂	P ₃	P ₄	M ₁
Schmelzkrone	1,3	1,4	1,9	4,1	2,1	5,7	9,1	1,7
Dentinkrone	1,0	1,0	1,6	3,9	1,8	5,5	8,6	1,5
Differenz	0,3	0,4	0,3	0,2	0,3	0,2	0,5	0,2
Unterkiefer	I ₁	I ₂	I ₃	C		P ₃	P ₄	M ₁
Schmelzkrone	0,9	1,3	1,7	3,9		5,0	6,2	6,9
Dentinkrone	0,6	0,9	1,1	3,4		4,6	5,9	6,4
Differenz	0,3	0,4	0,6	0,5		0,4	0,3	0,5

SCHRIFTTUM

- ANDRES, J. 1926. *Hat die Hauskatze im Unterkiefer Molaren?* Anat. Anz. 61: 244-274.
- DUSS, W. 1963. *Vergleich des räumlichen Verhaltens von Dentinkronenrelief und Schmelzrelief der Milchzähne.* Acta anat. 52: 101-136.
- ELLENBERGER, W. und H. BAUM, 1943. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haustiere.* 18. Aufl., Berlin: Springer-Verlag, 351-360.
- FALLER, A. und G. NAGER, 1960. *Zur Kenntnis des Oberflächenreliefs der Dentinkronen menschlicher Zähne.* Acta anat. 41: 345.
- HABERMEHL, K. H. 1961. *Die Altersbestimmung bei Haustieren, Pelztieren und beim jagdbaren Wild.* Berlin/Hamburg, Paul Parey, 146-152.
- KNECHT, H. 1965. *Vergleich des räumlichen Verhaltens von Dentinkronenrelief und Schmelzrelief im Rattengebiss.* Anat. Anz. 116: 59-72.
- KORENHOF, C. A. W. 1960. *Morphogenetical aspects of the human upper molar. A comparative study of its enamel and dentine surfaces and their relationship to the crown pattern of fossil and recent primates.* Uitgeversmaatschappij Neerlandia, Utrecht.
- 1963. *The enamel-dentine-border: a new morphological factor in the study of the (human) molar pattern.* Nederlands Tijdschr. voor Tandheelkunde 70 (Suppl.); 2-29.
- KRAUS, B. S. s.d. *Morphologic relationships between enamel and dentin surfaces of lower first molar teeth.* J. Dent. Res. 31, 248-255.
- KÜNZLE, A. 1964. *Vergleich des räumlichen Verhaltens von Schmelzrelief und Dentinkronenrelief im Dauergebiss des Rindes.* Morph. Jb. 106: 468-509.
- LANDOLT, W. 1968. *Vergleich des räumlichen Verhaltens von Schmelz- und Dentinkronenrelief im Dauergebiss des Schweines.* Morph. Jb. 112: 304-368.
- NAGER, G. 1960. *Der Vergleich zwischen dem räumlichen Verhalten des Dentinkronenreliefs und dem Schmelzrelief der Zahnkrone.* Acta anat. 42: 226-250.
- REINHARDT, M. 1962. *Morphologische Betrachtungen und oberflächenhistologische Untersuchungen am Schmelz der Zähne der Carnivoren.* Med. Diss. Marburg.
- WEISS, H. 1911. *Vergleichende Untersuchungen über die Zähne der Haussäugetiere.* Vet.-med. Diss. Zürich.



Sur la taxonomie
de *Rhithrogena semicolorata* (Curtis)
et de quelques espèces
voisines d'Europe continentale
(*Ephemeroptera: Heptageniidae*)

par

R. SOWA

Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Jagellonne, Cracovie.

Avec 47 figures et 2 tableaux

1. INTRODUCTION

L'objet de ce travail est la mise au point du statut taxonomique de *Rhithrogena semicolorata* (Curt.) sur le territoire de l'Europe continentale où, à mon avis, cette espèce ne pouvait être identifiée jusqu'à présent avec certitude, ainsi que la révision de la position systématique de quelques autres espèces du groupe *semicolorata* de cette région.

Rhithrogena semicolorata fut décrite par CURTIS en 1834 d'après des exemplaires britanniques. PICTET (1843-1845) redécrivit une espèce, selon son avis celle de CURTIS, trouvée dans les ruisseaux aux alentours de Genève, et donna aussi la description d'une nouvelle espèce voisine, *Rhithrogena semitincta*, capturée sur les bords d'une petite rivière près de Versoix en Suisse. EATON (1883-1888) constata une grande variabilité de la coloration de *R. semicolorata* (Curtis) et divisa cette espèce en trois variétés. Il identifia *R. semitincta* (Pictet) avec la forme typique, et *R. semicolorata* sensu Pictet avec sa variété I — de l'espèce de CURTIS. KIMMINS (1936), après l'examen de la collection de Mosely provenant de la France et de Suisse et de la collection originale de Pictet, constata, que *R. semitincta*

(Pictet) diffère de *R. semicolorata* (Curtis) par la forme du pénis et doit être rétablie comme une bonne espèce, avec laquelle il lui sembla justifiable d'identifier *R. semicolorata* sensu Pictet, c'est-à-dire la variété I d'EATON, et aussi la variété II de ce dernier auteur. KIMMINS suggéra aussi que « examination of numerous specimens from France and Switzerland failed to reveal a single typical British *semicolorata* ». Malgré cette publication, la majorité des auteurs de l'Europe continentale soutenaient, et ceci jusqu'aux temps derniers, le point de vue d'EATON. En partie à cause de cela, *R. semicolorata* (Curtis) fut soit confondue avec les autres espèces voisines, soit redécrite quelquefois comme une espèce nouvelle, soit enfin traitée dans un sens trop large; surtout les descriptions dans les clés de détermination d'ULMER (1929), SCHOENEMUND (1930), MIKULSKI (1936), GRANDI (1953 et 1960), UJHELYI (1959) et LANDA (1959 et 1969) semblent concerner au moins deux espèces différentes sous le nom de *R. semicolorata* (Curtis). La même situation existe certainement aussi dans plusieurs travaux faunistiques et hydro-biologiques (p. e. SOWA, 1965) consacrés à l'espèce de CURTIS.

Après avoir étudié le riche matériel des larves et des adultes, dont plusieurs obtenus par élevage, provenant de diverses régions de la Pologne méridionale et du Sud-est de la France, et aussi de Suisse et d'Angleterre, ainsi qu'après avoir examiné les exemplaires de la collection originale de Pictet et de Navás, concernant des espèces ici traitées, j'ai pu distinguer les unités taxonomiques suivantes existant en Europe continentale:

Rhithrogena semicolorata (Curtis)

Rhithrogena ferruginea Navás

Rhithrogena picteti n. spec.

Rhithrogena picteti carpathica n. subspec.

Rhithrogena dorieri n. spec.

Ces espèces ont été distinguées d'après la structure du pénis des imagos mâles, leur coloration et surtout celle de leurs ailes antérieures, et selon des différences entre les larves du dernier stade. En ce qui concerne la coloration des ailes, je ne partage pas l'opinion de certains auteurs (p. e. GRANDI, 1953 et 1960), selon laquelle ce caractère, à cause de sa grande variabilité, ne représente aucune valeur taxonomique. En réalité, malgré une variabilité reconnue assez importante, on peut établir dans le matériel étudié trois types de coloration des ailes antérieures, ce qui permet de distinguer aisément au moins deux parmi les cinq unités taxonomiques nommées ci-dessus.

La synonymie des espèces que j'ai pu établir, ainsi qu'un recensement et une répartition détaillée de tout le matériel étudié, sont donnés, respectivement pour chaque espèce, dans le chapitre consacré à la description des mâles. Les femelles et les subimagos n'ont pas été examinés d'une façon aussi précise, en partie à cause de matériel frais insuffisamment nombreux.

La description des espèces est faite d'après des exemplaires conservés en alcool à 75%.

Une partie du matériel, y compris les holotypes et des paratypes des espèces nouvelles, a été déposée dans le Département des Arthropodes du Muséum d'Histoire naturelle à Genève.

Cette publication n'aurait pu être réalisée sans l'aide de MM. Ch. Degrange, de Grenoble et A. Thomas, de Toulouse qui m'ont confié gracieusement leurs collections à étudier, de M. T. T. Macan, d'Ambleside qui a bien voulu m'envoyer les exemplaires britanniques de *R. semicolorata* pour comparaison, et de M. B. Hauser du Muséum d'Histoire naturelle de Genève, qui m'a facilité l'accès à la collection originale de deux espèces de PICTET. Je dois aussi beaucoup à M. J.-C. Régnier, du même établissement. Je prie ces messieurs de bien vouloir accepter l'expression de ma profonde gratitude.

2. DESCRIPTION DES ESPÈCES

2.1. MALES

2.1.1. *Rhithrogena semicolorata* (Curtis)

CURTIS, 1834, p. 121, sous *Baetis*

- = *R. semitincta* (PICTET, 1843-45), p. 180, pl. XXII, fig. 1-3. **Syn. nov.**
- = *R. semicolorata* : EATON, 1883-1888 pro parte (forme typique), p. 257 et pl. XXIV fig. 43 (1 et 3).
- = *R. vulpecula* Klapálek, 1905, p. 76, fig. B. **Syn. nov.**
- = *R. semicolorata* v. *grisocolata* BOGOESCU, 1933, p. 70.
- = *R. semicolorata* : KIMMINS, 1936, p. 279, fig. 1; 1954, p. 61, fig. 30 S.
- = *R. grisocolata* BOGOESCU, 1958, p. 179, fig. 108. **Syn. nov.**

Dans le lot de la collection de Pictet, nommée « *Rhithrogena semitincta* Pict. Typus », reçu du Muséum d'Histoire naturelle de Genève, j'ai trouvé les 14 exemplaires secs mais en bon état, dont 8 mâles, 2 femelles et 2 subimagos des deux sexes, appartenant tous et sans aucun doute à *R. semicolorata* (Curt.), et 2 femelles de *Ecdyonurus* (? *venosus* Fabr. et ? spec.). Deux des mâles sont épinglés ensemble, et le pénis de l'un est monté au baume du Canada; le lobe gauche du pénis est bien disposé et peut servir à la comparaison, surtout de la face ventrale. Ces mâles sont munis de deux étiquettes: l'une avec l'inscription originale de PICTET « Genthod, Genève, Coll. Pictet », et l'autre « *Baetis semitincta* », probablement aussi de l'écriture de Pictet. Je désigne l'exemplaire inférieur, dont les genitalia sont montés au baume du Canada, comme lectotype. Il n'y a pas de date de récolte, mais les autres mâles, provenant de Burgdorf en Suisse,

ont été capturés probablement au mois de mai, et les deux subimagos, d'« Europe », portent les dates des 10 et 14 mai. En conséquence, on ne peut plus retenir l'opinion de KIMMINS (1936) selon laquelle *R. semitincta* (Pictet) est une bonne espèce. Le pénis de tous les mâles retrouvés correspond à celui du matériel anglais de *R. semicolorata* (Curt.) et aussi au dessin de KIMMINS (l.c., fig. 1) de cette espèce.

M. V. Landa, de Prague, a bien voulu m'informer que parmi les exemplaires des *Rhithrogena* de KLAPALEK, se trouvant au Muséum National à Prague, seule *R. gorganica* reste en état relativement bon, les autres espèces étant constituées par des débris inutilisables. Toutefois, la description de *R. vulpecula*, telle qu'elle a été effectuée par KLAPALEK (1905), ainsi que le lieu et la date de récolte de cette espèce s'accordent aux données correspondantes pour *R. semicolorata*, selon mon matériel. Le pénis figuré par cet auteur (l.c., fig. B) est identique au pénis desséché de *R. semicolorata*.

BOGOESCU décrit d'abord *grisocolata* en 1933 comme une variété de l'espèce de CURTIS. Ensuite, dans sa clé de détermination de 1958, il la traite comme une espèce distincte. Malheureusement, je n'ai pas pu examiner les spécimens roumains de *R. grisocolata*, mais les données de BOGOESCU, au sujet de cette espèce, ne diffèrent pas d'une façon significative de celles de *Rhithrogena semicolorata* des autres régions d'Europe continentale. La forme du pénis (BOGOESCU, 1958, fig. 108) présente un cas extrême que l'on peut observer cependant assez souvent dans le matériel polonais de l'espèce de CURTIS.

Je traite *R. semitincta*, *vulpecula* et *grisocolata* comme des synonymes de *R. semicolorata*.

Matériel étudié: **Angleterre.** 5 ♂, 4 ♀, et leurs exuvies subimaginales et larvaires (élevage), Nor Moss Beck, 2-17.VI.1969 et Pull Beck, 3-6.VI.1969 (Westmoreland; D. A. Kitching leg.). **France.** 6 ♂, 5 ♀, 2 ♂ subim., 12 exuvies larv. (élevage) et 23 larves: la Garonne à Portet (amont de Toulouse, Haute-Garonne) à 150 m d'altitude, 22.IV-10.V.1967 (A. Thomas leg.); la Lyonne à Saint Jean en Royans (Drôme) à 250 m, 3.V.1960; la Vaire à Annot (Basses-Alpes) à 715 m, 13.V.1960; le Fier au pont de Nâves (Haute-Savoie) à 500 m, 1.VI.1958, 6.VI.1954; id. 500 m en amont du pont de Nâves, 1.VI.1958 (Ch. Degrange leg.). **Pologne.** 135 ♂ dont 24 provenant d'élevage, 7 ♀ et plus d'une centaine de larves et d'exuvies larvaires: Vallée Dolina Stawów Gasienicowych (Hautes-Tatras) à 1600 m¹, 16.V.1966 (A. Kownacki leg.); la rivière Bialka Tatrzńska (Podhale) de 750 à 540 m, 13.V.1963, 19.V.1966; la Raba (Beskides occidentales) de 360 à 250 m, 11.V.1966, 15.V.1969; la Dunajec de 580 à 250 m, 25.IV.1965, 17-19.V.1966; la San (Beskides orientales) de 500 à 195 m, 16-17.V.1967; la Hoczew à 380 m, 1.VI.1969; la Skawinka (Pogórze Wielickie) à 250 m, 4.V.1966; Cracovie à 200 m¹, 24.V.1964 (R. Sowa leg.).

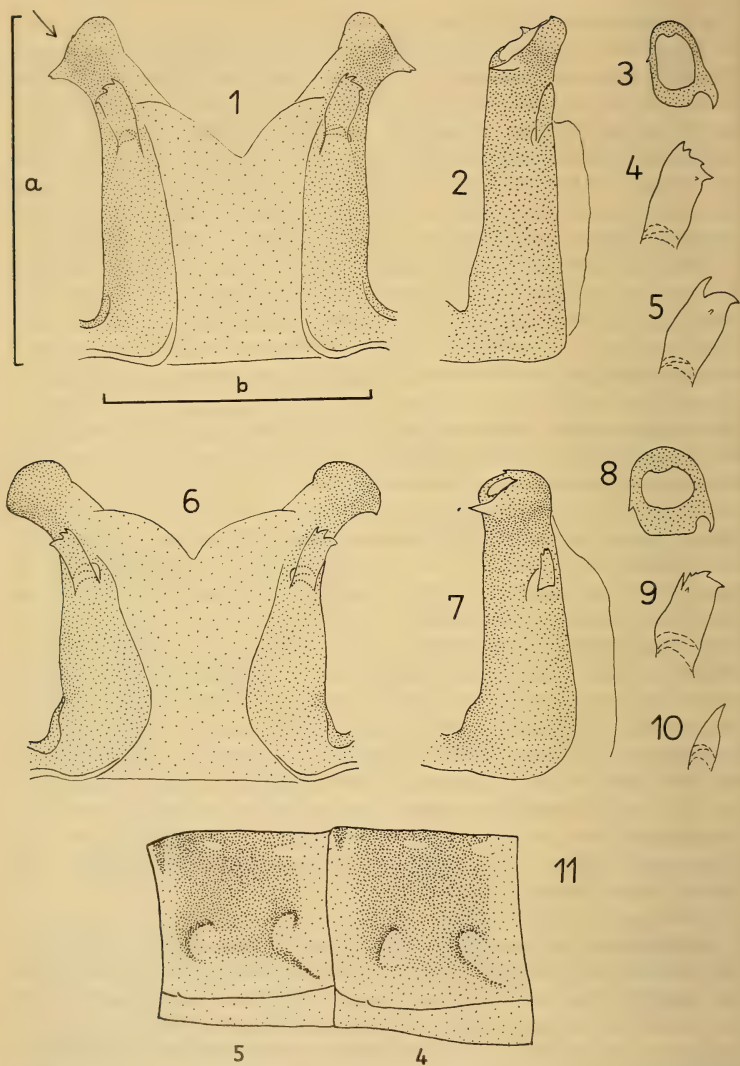
¹ Les adultes seulement.

Longueur: corps 8,5-12 mm, aile antérieure 9-12,5 mm, cerques 19-35 mm.

Coloration du corps variable, en général assez claire: brun roux, brune ou brun clair. Yeux composés larges et relativement peu élevés, d'une couleur beige gris à gris foncé, pourvus du côté extérieur de deux stries noirâtres et étroites, parfois assez peu visibles. Thorax brun ou brun clair. Pattes d'une teinte gris orange ou gris jaune; les tibias et les tarses antérieurs un peu plus foncés, bruns ou brun clair. Une tache nette, en général en forme d'un triangle étroit, colorée d'un violet noir, présente sur tous les fémurs. Côtés du thorax et coxas sans taches particulières. Ailes antérieures colorées, plus ou moins légèrement, d'un brun roux à brun clair, de la base jusqu'à la moitié de leur longueur; en général, la zone colorée disparaît graduellement dans le tiers basal de l'aile. Nervulation brune ou brun foncé, la sous-costale et la radiale plus claires, brun jaune. Aire ptérostigmatique gris blanchâtre. Ailes postérieures transparentes ou légèrement colorées près de leur base. Abdomen d'habitude plus clair sur sa face ventrale. Ganglions nerveux blanchâtres et peu marqués. Côtés de l'abdomen uniformes, parfois avec des taches larges et diffuses, plus sombres; chez certains exemplaires une strie étroite et demi-circulaire est visible, près du bord postérieur des segments. Cerques brunâtres à gris jaune, sans annulation.

Genitalia. Styligère et styles du type figuré par KIMMINS (1936 et 1954). Ils montrent, parmi les espèces ici traitées, une similarité générale et en même temps une variabilité assez importante, ce qui, dans plusieurs cas, rend impossible leur distinction, basée exclusivement sur ces caractères. On remarque cependant que chez *R. semicolorata* les deux expansions du bord postérieur du styligère sont en général plus grandes et plus rétrécies au sommet par rapport à celles des autres espèces. Le pénis, par contre, permet d'opposer facilement cette espèce aux espèces suivantes, bien que cet organe, lui aussi, présente une certaine variabilité chez toutes les espèces, et relativement peu de différences si on compare respectivement les trois unités suivantes. Le rapport de la longueur du pénis à sa largeur près de la base a été mesuré, comme un critère complémentaire de leur différenciation (fig. 1: a et b). Les résultats obtenus (tab. 1) ont été mesurés sur les exemplaires pris au hasard, dont le pénis a été monté au liquide de FAURE et examiné à un grossissement de $80\times$. On a écarté toutefois les spécimens dont le pénis était déformé par la fixation en alcool.

Pénis assez allongé, les lobes du pénis peu divergents (fig. 1). En vue ventrale, le contour apical d'un lobe est légèrement sinueux et, dans sa partie la plus terminale, plus ou moins anguleux; la dent extérieure est grande et située relativement bas. L'apex du lobe en vue latérale précise (fig. 2) est tronqué obliquement, et un peu proéminent vers la face ventrale. Le contour du lobe vu par l'apex (fig. 3), indiqué par \nearrow sur la figure 1, est quadrangulaire, la marge sclérifiée de l'ouverture genitale étroite. Titillateur (fig. 1, 4 et 5) droit ou légèrement courbé et dirigé vers l'extérieur, pourvu de 2 à 5 dents (en général de 2 à 3).



Imago mâle de *Rhithrogena semicolorata* (1 à 5) et de *R. ferruginea* (6 à 11) — d'après des exemplaires de la Pologne. Fig. 1 et 6, pénis en vue ventrale; 2 et 7, id. en vue latérale; 3 et 8, contour du lobe gauche du pénis vu par l'apex; 4, 5 et 9, 10, cas extrêmes des titillateurs du pénis; 11, 4^e et 5^e segments abdominaux en vue latérale.

Les spécimens anglais diffèrent du matériel continental par la coloration générale du corps plus sombre, et les ailes antérieures de l'un d'eux, sont colorés assez visiblement sur toute leur surface. Les exemplaires de la Garonne ont le contour apical des lobes du pénis un peu plus arrondi en vue ventrale, par rapport au reste du matériel.

2.1.2. *Rhithrogena ferruginea* Navás

NAVAS, 1905, p. 17.

= *R. semicolorata* : KLAPALEK, 1909, p. 24, fig. 34.

= *R. semicolorata* : BOGOESCU, 1958, p. 177, et ? fig. 107.

Cette espèce a été redécrite brièvement ces derniers temps par THOMAS (1968), d'après les exemplaires de la collection originale de Navás. Grâce à l'amabilité de M. Thomas, j'ai pu comparer un mâle sec de la série type — récoltée par Navás le 13 juillet 1904 sur les bords de la Guadalaviar à Tramacastilla (Sierra de Albarracin, vers 1200 m d'altitude) — aux mâles de mon matériel. Le pénis du spécimen espagnol, après un traitement à la potasse, a pris une forme comparable à celle des figures 6 à 8 (voir aussi THOMAS, l.c., p. 215, pl. III, fig. 3 et C), le rapport longueur/largeur du pénis étant 1,16. La seule différence constatée concerne la coloration des ailes antérieures, qui sont incolores chez le spécimen espagnol et plus ou moins nettement colorées en leur moitié basale dans mon matériel. Puisque chez plusieurs de mes spécimens cette coloration devient indistincte, même si l'on regarde les ailes pliées, je ne trouve pas que cette différence soit essentielle. L'hypothèse, selon laquelle cette espèce forme éventuellement en Espagne une race géographique différente (typique), pourrait trouver sa solution après l'examen d'un matériel espagnol plus abondant et frais, complété par les larves.

Les descriptions de KLAPALEK et de BOGOESCU de *R. semicolorata* se rapportent, à mon avis, à l'espèce de NAVAS, mais le pénis de celle-là figuré par BOGOESCU (1958, fig. 107), s'il appartient aussi à *R. ferruginea*, présente un cas extrême; il correspond mieux à celui de *R. picteti carpathica*. Il y a aussi une certaine probabilité que les spécimens de *R. semicolorata* capturés en Ligurie par BIANCHERI (1964), se rapportent en réalité à *R. ferruginea*. Malheureusement, BIANCHERI ne fait aucune mention précise sur la forme de leur pénis.

Matériel étudié: **France**. 12 ♂, 17 ♀, 12 ♂♀ subim., 45 exuvies subim. et larv. (élevage), 2 larves: le Volp à Merigon (Ariège) vers 400 m, 7 et 12.V.1967 (A. Thomas leg.); le Fier au pont de Nâves (Haute-Savoie) à 500 m, 1.IV.1958; id. 500 m en amont; le Furon, gorges d'Engins (Isère) à 890 m, 5.VI.1962, 3.VIII.1963, 11.IX.1960, 12.IX.1956; ruisseau à Epierre (Savoie) à 400 m, 18-28.V.1959 (Ch. Degrange leg.). **Pologne**. 108 ♂ dont 21 provenant d'élevage, 45 ♀, 5 ♂♀ subim., 49 exuvies subim. et larv., 31 larves: torrent Roztoka (Hautes-

Tatras) à 1030 m, 15.IX.1966; ruisseau affluent de la Bialka Tatrzanska en aval de Bialka (Podhale) à 690 m, 25.VI.1969; ruisseau Wolosatka (Beskides orientales) de 900 à 650 m, 27.V.1965; 12.VII.1966; ruisseau Muczny près de Ustrzyki Górne à 700 m, 25.VIII.1969; ruisseau Kobylak en amont de Myslenice (Beskides occidentales) à 350 m, 7-18.VI.1967; le Stonów et le Marków dans le massif de Babia Góra de 750 à 650 m, 18.V.1966, 3.VI.1967; la Sanka et son affluent dans le vallon Dolina Mnikowska (Jura Krakowsko-Czestochowska) de 285 à 260 m, 5-30.VI.1969; la Saspówka à Ojców à 320 m, 29.V.1969, 14.VI.1966; la Rudawa en amont de Cracovie à 210 m, 30.V.1969 (R. Sowa leg.).

Longueur: corps 8,5-13 mm, aile antérieure 9-13,5 mm, cerques 18-31 mm.

Coloration variable, en général assez semblable à celle de *R. semicolorata*. Dessus de l'abdomen souvent plus sombre que le thorax. Yeux composés comparables par leur forme et leur couleur à ceux de l'espèce précédente, parfois un peu plus sombres. La strie supérieure latérale de l'œil reste chez les deux espèces invisible, si l'on regarde d'en haut. Thorax brun ou fauve, la partie postérieure du méso- et métanotum brun foncé. Une strie violacée souvent présente, plus ou moins diffuse et située obliquement, entre la base de l'aile antérieure et le coxa de la première patte. Pattes gris jaune à brun clair, les tibias et les tarses antérieurs bruns. Tache foncée des fémurs semblable à celle de *R. semicolorata*. Ailes antérieures colorées en brun roux ou en brun, d'intensité souvent un peu plus grande que chez l'espèce précédente. La zone colorée s'étale de la base de l'aile jusqu'à un peu plus de la moitié de sa longueur et disparaît graduellement. Parfois, cette coloration est limitée au tiers basal de l'aile et devient indistincte. Ailes postérieures à coloration comparable à celle de *R. semicolorata*. Couleur de l'abdomen variable, en général les tergites sont nettement plus sombres que les sternites. Côtés de l'abdomen, chez les exemplaires le plus pigmentés, portant des taches foncées (fig. 11). Cependant, dans la majorité des cas, ce dessin devient plus ou moins diffus et même invisible. Tergites à dessin composé de taches claires, du même type chez toutes les espèces étudiées. Sternites clairs et sans dessin particulier. Ganglions nerveux blanchâtres, parfois bordés légèrement de rouge ou de violet. Cerques brun clair à gris jaune, souvent avec une annulation sombre, peu nette.

Genitalia. Expansions du bord postérieur du styligère parfois à peine distinctes. Styligère, styles et pénis bruns ou brun clair. Pénis relativement trapu (tab. 1). Lobes du pénis courts, formant un angle large et peu profond (fig. 6). Le contour apical d'un lobe est, en vue ventrale, régulièrement arrondi et la dent extérieure, relativement petite, reste en général non ou peu visible. L'apex du lobe vu latéralement (fig. 7) est arrondi, et le contour du lobe vu par l'apex (fig. 8) est circulaire à marge sclérifiée de l'ouverture génitale plus large que celle de *R. semicolorata*. Titillateur variable (fig. 6, 9 et 10), assez court, en général pourvu au sommet de 2 à 3 dents.

TABLEAU 1

Valeurs du rapport longueur/largeur du pénis
de quelques *Rhithrogena* du groupe *semicolorata*.

Espèces	Valeurs moyennes	Variabilité sans cas extrêmes	Valeurs extrêmes	Nombre de spécimens étudiés
<i>R. semicolorata</i> . . .	1,32	1,25 — 1,39	1,22 1,41	30
<i>R. ferruginea</i>	1,17	1,08 — 1,27	1,07 1,29	35
<i>R. picteti picteti</i> . . .	1,26	1,18 — 1,35	1,16 1,37	31
<i>R. picteti carpathica</i> .	1,31	1,23 — 1,47	1,20 1,52	30

2.1.3. *Rhithrogena picteti* n. spec.

= *Baetis semicolorata*: PICTET, 1843-1845, p. 178, pl. XXII, fig. 4-9; nec CURTIS, 1834.

= *R. semicolorata*: EATON, 1883-1888 pro parte (variété I).

= *R. semitincta*: KIMMINS, 1936, fig. 2; nec PICTET, 1843-1845.

Le lot original de Pictet, désigné « *R. semicolorata* C. Typus », comporte une série homogène de 12 exemplaires mâles, desséchés mais pour la plupart en très bon état, qui, à mon avis, représentent une bonne nouvelle espèce, que j'ai le plaisir de dédier à F.-J. Pictet. Ils proviennent de Hindelbank (près de Berne, en Suisse) et l'un d'eux porte une étiquette avec la date du 5 juin. Un autre mâle est pourvu de deux étiquettes supplémentaires: l'une avec l'inscription « *R. semicolorata* C. », et l'autre « *Rhithrogena semitincta* Pict. Det. D. E. Kimmins ». On ne peut pas accepter cette dernière détermination car les deux espèces de PICTET diffèrent nettement par leur coloration — ce qui a été constaté d'ailleurs, en partie, par PICTET lui même — et aussi par la forme de leur pénis (fig. 1 et 12). En conséquence, on ne peut plus retenir le nom *semitincta* pour cette espèce (voir aussi le chapitre 2.1.1 de cette note). *R. picteti* se rapproche, par contre, nettement de *R. ferruginea* si on compare leurs genitalia, à ce point, que la distinction de ces deux espèces par le moyen exclusif de ce caractère, devient souvent très difficile. Cependant, celles-ci sont faciles à reconnaître d'après la coloration des ailes antérieures. KIMMINS (1936) ne mentionne pas le matériel dont provient sa figure 2 de *R. semitincta*; la forme qu'elle représente me permet de supposer qu'elle se rapporte à *R. semicolorata* sensu Pictet, donc à l'espèce ici décrite.

Matériel étudié: **Suisse**. 4 ♂, dont l'holotype, bords de la Versoix à Richelien vers 450 m, 19.V.1968 (J.-C. Régner leg.). **France**. 48 ♂ dont un quart

provenant d'élevage, 7 ♀, 17 exuvies subim. et larvaires, 47 larves: affluent en amont de Bareilles (Vallée d'Aure, Hautes-Pyrénées) vers 1200 m, 6.VII.1966; la Neste au pont de Couplan à 1400 m, août 1965; id. au pont de Badet à 1250 m; affluent du Volp vers 500 m (Ariège), 30.IV.1967; affluent de l'Escalette vers 750 m (Haute-Garonne), 13.V.1967 (A. Thomas leg.); le Chalon à Chalon-sur-Saône (Saône et Loire), 30.IV.1950; le Furon, vallon de la Magdalen (Isère) vers 1150 m, 24.VII.1956; id. gorges d'Engins à 890 m, 19.VI.1956; la Bourne à Villard de Lans à 960 m, 22.V.55; ruisseau de Seyssinet à 220 m, 26.IV.1955; ruisseau de Sarcenas à 450 m, 20.V.1954; ruisseau des Ayes, au-dessus du pont des Serves, Panissage à 500 m, 17.V.1963; la Drevenne à Saint-Gervais vers 200 m, 29.V.1954; la Cumane à Saint-Véran (Hautes-Alpes) à 2040 m, 12.IV.1954; ruisseau à Saint-André Val de Fier (Haute-Savoie) vers 300 m, 26.IV.1957; ruisseau issu de source à Sévrier vers 600 m, mai 1968; le Cottet à Dagneux (Ain) à 220 m, 28.VIII et 17.IX.1963; ruisseau entre le Mont-Dore et Roche-Vindex (Puy de Dôme), 27.VII.1955; affluent du Veyre entre Aydat et Murol vers 900 m, 27.VII.1955; Col de la Croix Saint Robert, 1426 m, 27.VII.1955 (Ch. Degrange leg.).

Longueur: du corps 9-12,5 mm, aile antérieure 9,5-13,5 mm, cerques 23-34 mm.

Coloration générale plus sombre que celle des deux espèces précédentes. Yeux composés plus foncés, plus étroits et élevés. Vus de dessus, ils ont une couleur beige foncé avec une teinte violacée ou brune, et en vue latérale, ils sont colorés de gris foncé. Stries latérales noirâtres, en général peu marquées; la strie supérieure étant invisible par dessus. Thorax brun foncé d'une teinte rousse, les côtés plus clairs. Pattes moyennes et postérieures gris jaunâtre ou gris orange. Pattes antérieures, surtout tibias et tarses, nettement plus foncés, bruns ou brun foncé. Tache foncée des fémurs plus diffuse et plus allongée par rapport à celle des deux espèces précédentes, en général d'une couleur violet roux ou roux foncé. Ailes antérieures intensivement colorées, de la base jusqu'à un peu plus de la moitié de leur longueur, et le long du champ costal et sous-costal — leur partie distale étant incolore. Le passage entre les deux zones est très net, surtout si l'on regarde les ailes pliées. La sous-costale et la radiale sont, dans la moitié proximale, jaune citron et sont bordées étroitement des deux côtés de blanchâtre. Dans cette partie de l'aile elles sont nettement plus claires que les nervures transversales, et même plus claires que le fond des champs correspondants. Nervures transversales du champ costal, à sa moitié basale, parfois peu visibles; celles du champ sous-costal, plus claires dans leur moitié antérieure. Aire ptérostigmatique blanc jaune ou, rarement, brun clair. Ailes postérieures colorées en brun, plus ou moins visiblement, en général sur toute leur surface. Abdomen d'habitude plus clair que le thorax, brun roux et d'une teinte foncée, la face ventrale étant plus claire. Côtés des segments plus ou moins uniformément colorés, chez les exemplaires le

plus pigmentés avec un dessin plus ou moins net (fig. 22). Cerques bruns, assez foncés et sans annulation.

Genitalia. Pénis semblable à celui de *R. ferruginea* mais plus allongé. La différence entre les deux espèces dans la valeur moyenne du rapport longueur/largeur du pénis (tab. 1) est hautement significative du point de vue de la statistique. Lobes du pénis formant un angle relativement plus profond et moins écarté que celui formé par les lobes du pénis de *R. ferruginea* (fig. 12). En vue ventrale, le contour apical d'un lobe est un peu moins régulièrement arrondi, souvent légèrement tronqué à sa partie la plus distale; la dent extérieure, plus robuste, est en général bien visible. Partie apicale d'un lobe vue latéralement et par l'apex (fig. 13 et 14), semblable à celle de *R. ferruginea*. Titillateur variable (fig. 12, 15 et 16) pourvu de 2 à 5 dents terminales et, parfois, aussi de quelques autres dents minces, à sa partie sous-terminale.

2.1.4. *Rhithrogena picteti carpathica* n. subspec.

? = *R. semicolorata* : EATON, 1883-1888 pro parte (variété II).

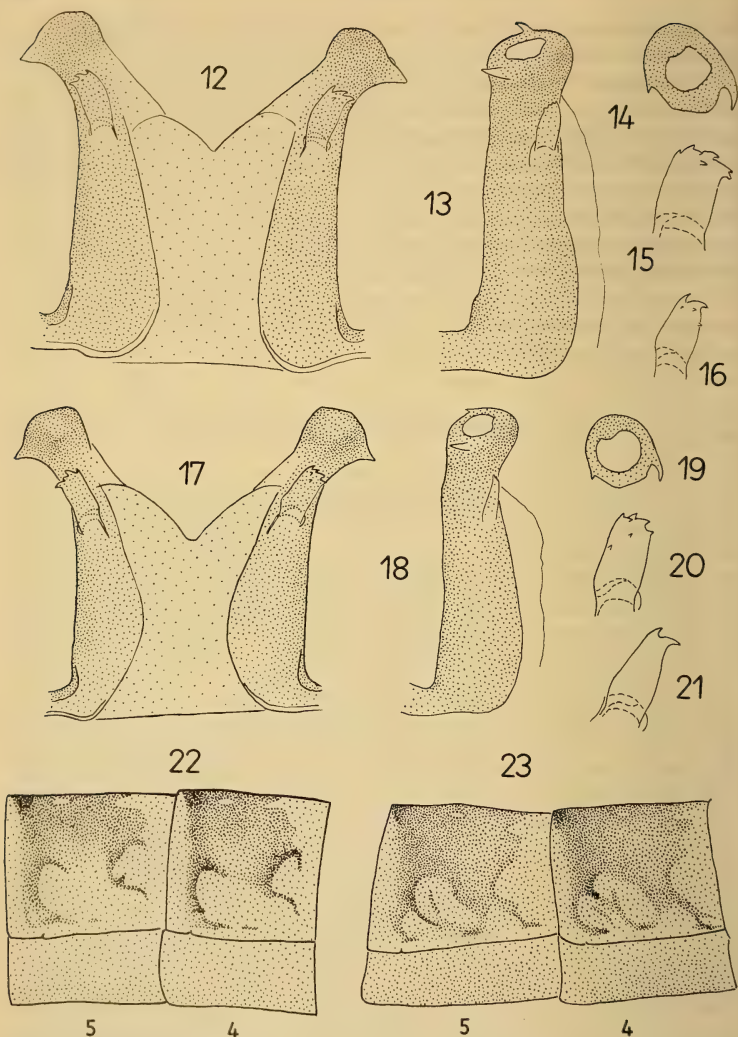
Il s'agit d'une sous-espèce géographique distincte, largement répandue dans les Carpathes, où elle était certainement souvent confondue avec *R. semicolorata*. Il est difficile à préciser pour l'instant, quelles sont les limites de sa répartition dans les autres régions d'Europe continentale. EATON avait distingué sa variété II, d'après des exemplaires récoltés par Zeller en Carinthie. Je n'ai pas pu les voir et parmi tout le matériel des *Rhithrogena* de l'Europe occidentale que je possède, je n'ai trouvé aucun spécimen de cette sous-espèce.

Matériel étudié: **Pologne.** 170 ♂, dont l'holotype, dont 18 provenant d'élevage avec les exuvies larvaires correspondantes, 35 ♀, 4 ♂♂ subim. et plus de 100 larves: torrent Roztoka (Hautes-Tatras) à 1030 m, 15.IX.1966; torrent Sucha Woda à 950 m, 19.VII.1969 (A. Kownacki leg.); torrent Strażyski à 920 m, 27.VII.1962; torrent Kościeliski de 1100 à 960 m, 30.VII.1962, 9.VIII.1965, 16.IX.1964; ruisseau Wolosatka de 1100 à 900 m (Beskides orientales), 2.VI.1969; vallée de la Wolosatka à 770 m, 12.VII.1966; ruisseau Muczny à 700 m, 25.VIII.1969; affluent du ruisseau Zbludza (Beskides occidentales) à 650 m, 15.VIII.1969; ruisseau, affluent de la Raba en aval de Myślenice à 300 m, mai 1969; ruisseau Wielka Puszczka de 700 à 400 m, mai-août 1959¹; plusieurs ruisselets et ruisseaux au versant nord et sud du massif de Babia Góra de 1200 à 600 m, mai-août 1964 (R. Sowa leg.).

Longueur: corps 8,5-13 mm, aile antérieure 9-13,5 mm, cerques 23-36 mm.

La coloration générale du corps très proche de celle de *R. picteti picteti*, mais en diffère par les détails suivants: strie latérale supérieure de l'œil composé

¹ Citée précédemment (SOWA, 1965), comme *R. semicolorata* (Curt.).



Imago mâle de *Rhithrogena picteti picteti* (12 à 16, et 22) et de *R. picteti carpathica* (17 à 21, et 23).
 Fig. 12 et 17, pénis en vue ventrale; 13 et 18, id. en vue latérale; 14 et 19, contour du lobe gauche
 du pénis vu par l'apex; 15, 16 et 20, 21, cas extrêmes des titillateurs du pénis; 22 et 23, 4^e et
 5^e segments abdominaux en vue latérale.

plus large et visible souvent, au moins partiellement, par dessus (cette strie semble diviser l'œil en deux parties: normale et en turban). Tache foncée des fémurs semblable à celle de *R. picteti picteti* mais souvent encore plus diffuse et allongée, atteignant parfois même un tiers de la longueur du fémur, ou plus. Ailes antérieures intensivement colorées d'un brun foncé sur toute leur surface, et surtout dans leur moitié basale. Nervures transversales de la moitié basale du champ costal en général peu marquées. Aire ptérostigmatique brun clair à gris jaune. Côtés des segments de l'abdomen, chez les exemplaires le plus pigmentés, à dessin différent de celui chez *R. picteti picteti* (fig. 23). Ganglions nerveux blanchâtres et peu marqués, parfois entourés légèrement de violet ou rouge.

Genitalia. Styligère et styles semblables chez les deux sous-espèces, du type figuré par KIMMINS (1936, fig. 2), assez variables, n'apportant point de caractères distinctifs. Pénis très semblable à celui de la sous-espèce nominale ne permettant pas, dans la plupart des cas, une distinction sûre entre ces deux sous-espèces. Dans un matériel abondant, on constate cependant que chez *R. picteti carpathica* le pénis est un peu différent par sa forme, et un peu plus allongé (tab. 1). Le contour apical d'un lobe du pénis est plus nettement tronqué distalement (fig. 17) et sa surface apico-ventrale est plus globuleuse, si l'on regarde par dessous et de côté (fig. 17 et 18). La marge sclérifiée, entourant l'orifice génital, est aussi en général un peu plus étroite (fig. 19). Titillateur variable (fig. 17, 20, et 21) semblable à celui de *R. picteti picteti*.

2.1.5 *Rhithrogena dorieri* n. spec.

J'ai décidé de nommer cette espèce, bien que je n'ai qu'un seul mâle avec son exuvie larvaire; mais son pénis diffère nettement de celui de toutes les espèces précédentes et aussi des autres espèces européennes du genre *Rhithrogena*. J'ai l'honneur de dédier cette espèce au regretté A. Dorier, de la Faculté des Sciences de Grenoble.

Matériel étudié: **France**. Holotype ♂ et exuvie larvaire correspondante (élevage), la Laysse à Chambéry (Savoie), altitude 280 m, 16.V.1956 (Ch. Degrange leg.).

Longueur: corps 10 mm, aile antérieure 10,5 mm, cerques 23 mm.

Coloration générale du corps claire. Dessus de la tête et le thorax brun clair, d'une teinte dorée. Yeux composés relativement bas, d'un beige clair dessus, noirâtres sur les côtés. Strie latérale supérieure de l'œil peu marquée et invisible par dessus. Côtés du thorax et coxas non tachés. Pattes gris jaunâtre, les antérieures grêles et légèrement plus sombres. Fémurs sans tache foncée. Ailes antérieures brun orange dans leur moitié basale. Nervures brun jaune, la sous-costale et la radiale jaune citron. Aire ptérostigmatique blanchâtre. Abdomen jaune orange,

d'une teinte olivâtre, sans dessin particulier. Ganglions nerveux blanchâtres. Cerques assez clairs.

Genitalia. Expansions du bord postérieur du styligère petites, le premier article du style assez bien séparé du deuxième et avec un petit bourrelet allongé du côté intério-ventral (fig. 41). Pénis à lobes grêles, leur partie apicale ovale. Dent extérieure, assez petite, restant invisible de la face ventrale d'un lobe, la dent intérieure est, par contre, relativement grande et bien visible, dirigée un peu vers le haut (fig. 42). La marge dorsale d'un lobe, située entre les deux dents, est en vue latérale nettement convexe (fig. 43); le contour distal du lobe vu par l'apex forme un triangle (fig. 44). Titillateur plus allongé par rapport à celui des espèces précédentes (fig. 42 et 45).

2.2. FEMELLES ET STADES SUBIMAGINAUX

Femelle et subimagos de *R. doriei* sont inconnus. Les femelles des autres espèces sont très difficiles à distinguer par leur morphologie extérieure. Les proportions entre les articles des tarsi et la forme de la plaque génitale, variables, n'apportent pas de caractères distinctifs. La coloration générale du corps présente, elle aussi, une variation sensible, étant en général semblable à celle des mâles respectifs, mais beaucoup plus claire. La seule différence plus perceptible concerne la coloration des ailes antérieures. *R. semicolorata* et *R. ferruginea* sont en général nettement plus claires que *R. picteti* et ont les ailes antérieures incolores à nervures brunes: la sous-costale et la radiale sont, par leur couleur, semblables aux autres nervures longitudinales et transversales (*R. ferruginea*), ou un peu plus claires (*R. semicolorata*). *R. picteti* peut avoir parfois le corps coloré en violet roux ou en rouge vineux et ses ailes antérieures sont colorées de brun, assez visiblement, au moins dans le tiers basal; la sous-costale et la radiale étant jaunâtre et plus claire que les nervures transversales. *R. picteti carpathica* semble être identique à la sous-espèce nominale. Toutes les espèces sans dessin particulier sur le thorax et l'abdomen, et à tache foncée des fémurs qui est comparable à celle des mâles correspondants. Les dimensions du corps et des ailes antérieures sont comparables à celles des mâles correspondants, mais les valeurs extrêmes peuvent être chez les femelles un peu supérieures (longueur des ailes) ou un peu inférieures (longueur du corps).

Le subimago mâle de *R. semicolorata* diffère de celui des autres espèces par la forme du pénis, et plus précisément par l'aspect de la partie apicale de ses lobes, vue latéralement et par l'apex, qui montre les différences comparables aux imagos correspondants, quoique moins nettes. Les ailes de toutes les espèces sont uniformément enfumées de gris, assez clair, à nervulation peu distincte et non bordée de taches. Les fémurs à tache foncée, sont d'une forme ressemblante à celle des imagos. Ganglions nerveux blanchâtres.

2.3. LARVES DU DERNIER STADE

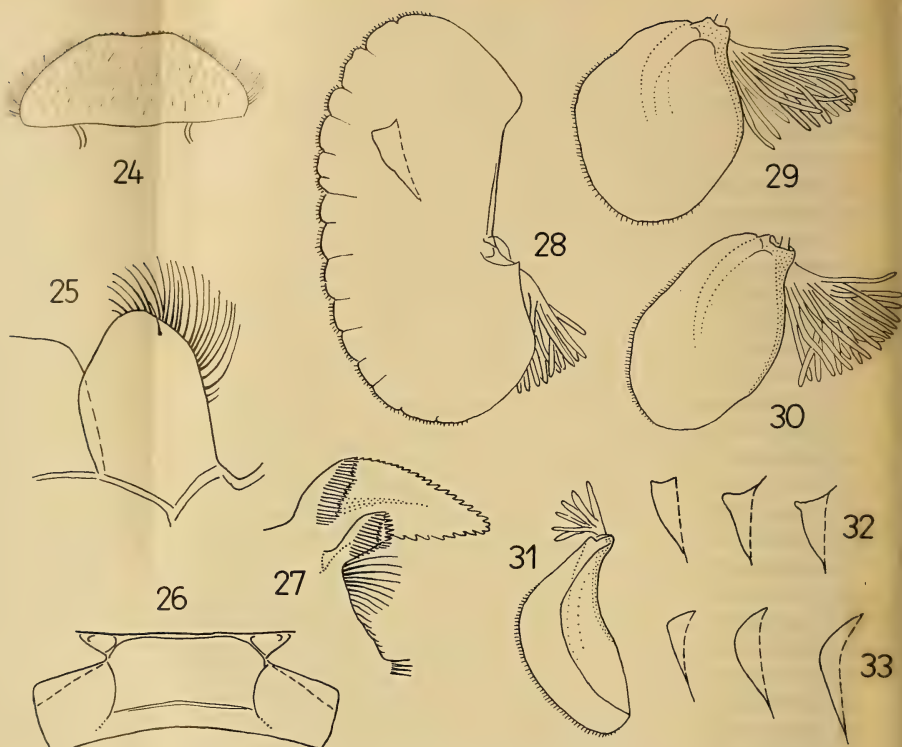
On trouve les descriptions des larves présentées comme *R. semicolorata* (Curt.) dans les travaux de plusieurs auteurs (p. e. LESTAGE, 1917; SAMAL, 1925; GRANDI, 1953, 1960). Pour les raisons citées précédemment, je ne pouvais les utiliser que d'une façon très limitée. En réalité, elles peuvent concerner chacune des espèces traitées ici. D'autre part, les larves du genre *Rhithrogena* sont en général assez homogènes: MACAN (1958) n'a pas pu trouver de caractères distinctifs entre les larves de *R. semicolorata* (Curt.) et *R. haarupi* Esben-Petersen, donc pour des espèces qui, au stade imaginal, sont bien éloignées l'une de l'autre.

Les larves de toutes les espèces traitées ici sont très voisines et ont dans l'ensemble les caractères suivants: larves petites ou moyennes. Lamelle de la première branchie dentelée d'une façon rare et irrégulière sur son bord, celle des branchies suivantes glabre (fig. 28 à 31). Surface dorsale de la lamelle de la première branchie avec un pli en forme de triangle, plus ou moins net (fig. 28, 32, 33, 47). Ganglions nerveux visibles par transparence par dessous, blanchâtres et peu marqués. Sclérites latéraux du premier sternite de l'abdomen à bord antérieur dirigé obliquement vers l'arrière (fig. 26). Bords antérieurs de tous les fémurs munis seulement d'épines courtes. Soies natatoires des cerques relativement courtes, pas plus longues que 2 articles et demi correspondants. Surface des articles, de la moitié terminale des cerques, écailleuse mais sans aiguillons nets (voir à un grossissement de 200 \times). Les pièces buccales ont un aspect similaire dans l'ensemble, et ne peuvent pas à mon avis servir comme caractères distinctifs certains, de même que la denticulation, très variable, du bord postérieur des tergites de l'abdomen. Labre assez étroit, de 2,7 à 3,0 fois plus large que long, arrondi sur les deux côtés, à saillies apicales peu proéminentes (fig. 24 et LANDA, 1969, p. 160, fig. 2S). Canine interne de la mandibule droite en général faiblement élargie dans sa partie distale (fig. 27 et GRANDI, 1960, p. 324, fig. 120: 4), moins élargie que celle de la mandibule gauche. Lacinia de la maxille pourvue de 7 à 9 crêtes sur son bord distal. Hypopharynx proche de celui décrit et figuré par LANDA (1969, p. 161, fig. 5AU) pour *R. aurantiaca* (Burmeister), mais plus large et son lobe médian relativement plus étroit et un peu rétréci à l'apex. Glosses du labium relativement grêles, les paraglosses anguleuses du côté intérieur (fig. 25 et LANDA, 1969, p. 161, fig. 6S). Dernier article du palpe labial possédant 27 à 34 rangées de fortes soies sur sa face ventrale.

Dans la suite de notre description, nous allons envisager seulement les caractères distinctifs.

2.3.1. *Rhithrogena semicolorata* (Curtis).

Longueur du corps sans cerques 8,5-11,5 mm. Dessus du corps de couleur variable, en général contrastée: sur un fond brun olivâtre plusieurs taches jaunes,



Larve de *Rhithrogena semicolorata* (24 à 32) et de *R. ferruginea* (33). Fig. 24, labre; 25, fragment de labium; 26, 1^{er} sternite de l'abdomen; 27, fragment de la mandibule droite; 28 à 31, 1^{re}, 2^e, 4^e et 7^e branchies du côté droit de l'abdomen; 32 et 33, variabilité du pli de la 1^{re} branchie.

plus ou moins nettes. Pronotum à bande jaune, irrégulière et transversale, près de son bord antérieur. Coloration des fémurs du type présenté sur la figure 34. Le 9^e et le 10^e tergite de l'abdomen jaunes, nettement plus clairs que les tergites précédents; parfois une tache sombre, triangulaire, au centre du 9^e tergite, près de son bord antérieur. Les deux ou trois premiers tergites clairs aussi. Les autres tergites sombres, et chacun avec une bande transversale, plus ou moins nette, près de son bord postérieur, visible à l'œil nu. Cerques clairs, jaunes. Quelques crêtes du côté extérieur de la maxille (sauf la première) ont en général chacune 5 à 7 fortes dents. Pattes avec une tendance à trois denticulations sous chaque

griffe tarsale, nette surtout dans le matériel anglais et français, où, habituellement, chacune des larves possède quatre pattes ou plus munies de trois dents (tab. 2). Rangée d'épines du centre de la surface dorsale du tibia postérieur, composée le plus souvent de 3 à 10 unités. Epines de la surface dorsale des fémurs peu nombreuses et de forme variable; elles sont, au moins en leur majorité, nettement élargies vers le sommet (fig. 40). Pli de la première branchie constamment en forme de triangle net, à l'angle libre acuminé ou digitiforme, et avec le bord antérieur droit ou légèrement concave (fig. 28 et 32).

La coloration des exuvies larvaires provenant d'Angleterre est plus foncée par rapport au matériel continental, et les taches jaunes de la face dorsale de leur corps sont diffuses ou même invisibles.

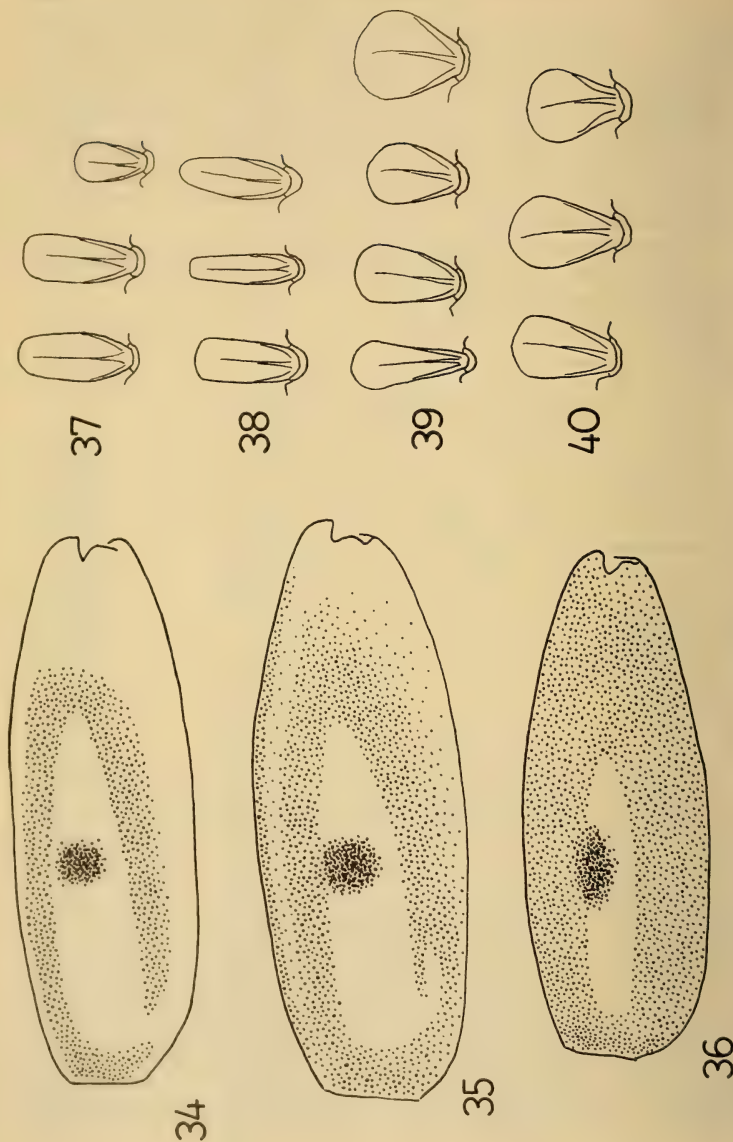
TABLEAU 2

*Denticulations sous les griffes tarsales des larves
de quelques Rhithrogena du groupe semicolorata.*

Espèces	0	1	2	3	4	5	nombre des dents
<i>R. semicolorata</i> . . .	2	2	55	121	5	2	nombre des griffes
<i>R. ferruginea</i>	1	1	161	29	1	1	
<i>R. picteti picteti</i> . . .	1	0	84	71	2	0	
<i>R. picteti carpathica</i> .	1	1	126	28	0	0	

2.3.2. *Rhithrogena ferruginea* Navás

Longueur du corps 8-12 mm. Coloration générale du corps variable, mais plus uniforme que celle de l'espèce précédente: brun grisâtre, brune ou brun olivâtre. Pronotum à deux taches larges, situées près de ses angles antérieurs. Fémurs à tache foncée nette et arrondie, colorée de violet noir ou violet roux, semblable à celle de *R. semicolorata* (fig. 35). Le 10^e tergite et, souvent, la moitié postérieure du 9^e, nettement plus clairs que les tergites précédents qui sont uniformément colorés ou, parfois, chacun avec deux taches claires au centre. La zone foncée de la surface dorsale des fémurs entourant la zone claire centrale, est plus large et plus diffuse que celle de *R. semicolorata* (fig. 35). Cerques jaune foncé ou brun clair. Quelques crêtes du bord extérieur de la maxille pourvues chacune de 6 à 9 dents. Rangée sur la surface dorsale des tibias postérieurs composée en général de 6 à 15 épines (les extrêmes: 5 et 25). Forme et disposition des épines de la surface dorsale des fémurs semblables à celles de *R. semicolorata* (fig. 39).



Larve de *Rhithrogena semicolorata* (34 et 40), *R. ferruginea* (35 et 39), *R. picteti picteti* (38), et de *R. picteti carpathica* (36 et 37).
Fig. 34 à 36, coloration du fémur; 37 à 40, épines de la surface centro-dorsale du fémur postérieur.

Tendance à deux denticulations sous chaque griffe tarsale, spécialement visible sur les larves provenant de la France: sur une centaine des pattes examinées, six griffes seulement portent trois dents, les autres griffes n'en ayant que deux. Pli de la lamelle de la première branchie en général triangulaire mais à angle libre plus ou moins obtus ou arrondi et bord antérieur droit ou convexe (fig. 33). Parfois, chez les exemplaires plus petits, ce pli prend la forme d'un croissant.

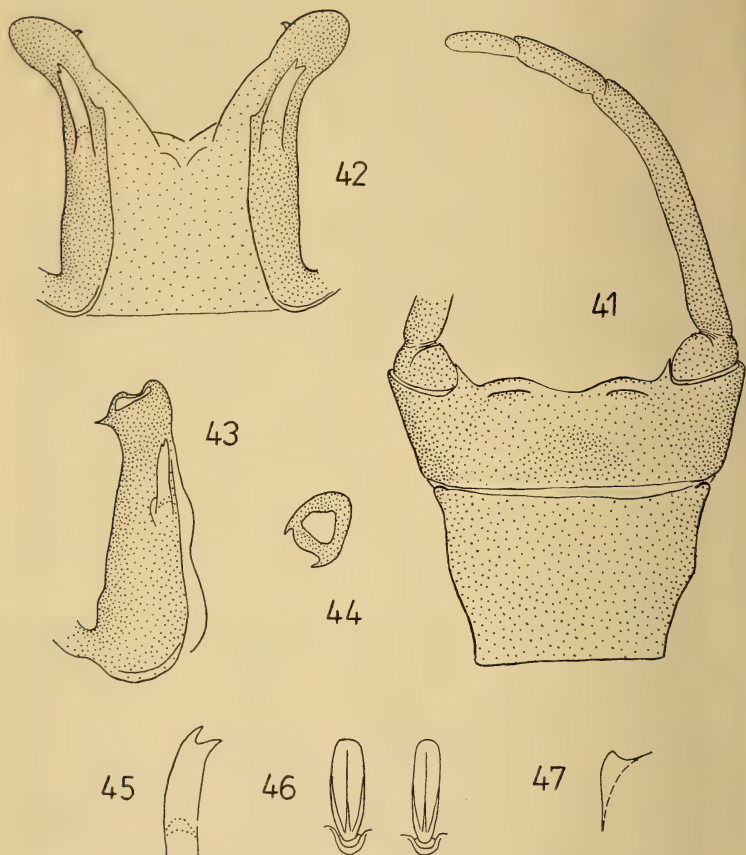
2.3.3. *Rhithrogena picteti* n. spec.

Longueur du corps 8,5-12,5 mm. Coloration générale du dessus du corps brun olivâtre à brun roux, plus foncée comparée aux deux espèces précédentes. Les exuvies larvaires, même conservées depuis longtemps en alcool, gardent une couleur brun foncé ou brun roux, tandis que celles des deux espèces précédentes deviennent beaucoup plus pâles, et d'une couleur brun jaune ou jaunâtre. Angles antérieurs du pronotum avec une tache claire, relativement petite. Tache foncée des fémurs ovale et plus diffuse par rapport à celle des espèces déjà décrites (fig. 36), colorée en général de violet roux, d'une teinte rougeâtre. Surface dorsale des fémurs, sauf la zone claire centrale, entièrement foncée ou avec une légère éclaircie dans sa partie la plus distale. Tergites de l'abdomen uniformément colorés; parfois le 10^e tergite devient un peu plus clair. Cerques bruns ou brun clair. Les premières crêtes du bord distal de la maxille (sauf la plus extérieure) portent chacune 7 à 11 dents. Epines de la surface dorsale des fémurs, plus grêles comparées aux espèces précédentes, ont, au moins en leur majorité, les bords soit convergents vers l'apex, soit parallèles, soit légèrement divergents (fig. 37 et 38). Pli de la première branchie comparable à celui de *R. ferruginea*.

R. picteti carpathica n. subspec. semble pratiquement identique à la sous-espèce nominale. Quelques petites différences, observées sur un matériel plus abondant, concernent les pattes. Chez les deux sous-espèces le nombre des épines, constituant la rangée dorsale du tibia postérieur, varie entre 4 et 27, mais ce nombre varie en général de 6 à 15 chez *R. p. picteti* et de 11 à 15 chez *R. p. carpathica*. Cette dernière a en plus une tendance nette à deux denticulations sous chaque griffe tarsale, tandis que chez *R. p. picteti*, le rapport deux/trois dents devient plus équilibré, selon les populations locales semble-t-il, et on peut même trouver des exemplaires dont les quatre ou cinq pattes portent trois dents (tab. 2).

2.3.4. *Rhithrogena dorieri* n. spec.

La seule exuvie larvaire a 10 mm de longueur; elle est d'une couleur jaune doré, pâle, et sans dessin particulier. La coloration des fémurs semble être du type intermédiaire entre la figure 35 et 36, et si nous pouvons juger d'après le mâle adulte, les fémurs semblent être dépourvus de tache foncée. Quelques premières crêtes du bord distal de la maxille ont 6, 7 ou 8 dents. Surface dorsale des fémurs



Imago mâle et larve de *Rhithrogena doriei*. Fig. 41, 9^e sternite, styligère et style droit du mâle; 42, id., pénis en vue ventrale; 43, id., pénis en vue latérale; 44, id., contour du lobe gauche du pénis vu par l'apex; 45, id., titillateur du pénis; 46, épines de la surface centro-dorsale du fémur postérieur de la larve; 47, id., pli de la 1^{ère} branchie.

à épines les moins nombreuses et les plus grêles de toutes les espèces décrites (fig. 46). Rangée dorsale du tibia postérieur composée de 9 épines. Toutes les griffes tarsales sans denticulations. Le pli de la première branchie se rapproche de celui de *R. semicolorata* (fig. 47).

3. CLÉ DE DÉTERMINATION DES RHITHROGENA DU GROUPE SEMICOLORATA D'EUROPE CONTINENTALE

3.1. IMAGOS MALES

1. Partie apicale des lobes du pénis ovale et faiblement élargie en vue ventrale, à dent intérieure bien visible (fig. 42). Contour distal d'un lobe vu par l'apex triangulaire (fig. 44) *R. dorieri*.
 —. Partie apicale des lobes du pénis de forme différente et à dent intérieure non visible en vue ventrale (fig. 1, 6, 12 et 17). Contour distal d'un lobe vu par l'apex quadrangulaire ou arrondi (fig. 3, 8, 14 et 19). 2.
2. Lobe du pénis tronqué obliquement à l'apex en vue latérale (fig. 2). Contour distal du lobe vu par l'apex quadrangulaire, la marge sclérifiée étroite (fig. 3) *R. semicolorata*.
 —. Lobe du pénis arrondi en vue latérale (fig. 7, 13, 18). Contour distal du lobe vu par l'apex arrondi, la marge sclérifiée plus ou moins épaisse (fig. 8, 14, 19) 3.
3. Ailes antérieures colorées sur leur moitié basale, ou tout au plus un peu au delà, de brun ou brun roux, et d'intensité tout au plus moyenne; la coloration disparaît graduellement et devient parfois indistincte. Nervures Sc et R de la moitié basale de l'aile brun foncé à brun jaunâtre, uniformes, et plus foncées que le fond des champs correspondants. Pénis trapu, la dent extérieure en général peu ou pas visible de la face ventrale d'un lobe (fig. 6). . . *R. ferruginea*.
 —. Ailes antérieures colorées intensivement de brun roux ou brun foncé sur toute leur surface ou dans leur moitié basale, mais en ce cas la zone colorée est toujours nettement séparée de la zone transparente. Nervures Sc et R, de la moitié basale de l'aile, jaune citron, bordées étroitement de blanchâtre, plus claires que le fond des champs correspondants. Pénis plus allongé, la dent extérieure bien visible de la face ventrale d'un lobe (fig. 12 et 17). . . *R. picteti*.
 4.
4. Ailes antérieures colorées dans leur moitié basale et le long du champ costal et sous-costal. Aire ptérostigmatique blanchâtre. Strie latérale supérieure de l'œil composé non visible d'en haut *R. picteti picteti*.
 —. Ailes antérieures colorées sur toute leur surface. Aire ptérostigmatique

brun clair ou gris jaune. Strie latérale supérieure de l'œil composé souvent visible, au moins en partie, d'en haut *R. picteti carpathica*.

3.2. LARVES

1. Griffes des pattes sans denticulations. Fémurs sans tache foncée ¹. *R. dorieri*.
—. Griffes des pattes avec denticulations. Fémurs avec tache foncée, bien visible 2.
2. Pli de la lamelle de la première branchie en forme de triangle net, à angle libre acuminé ou digitiforme et à bord antérieur en général concave (fig. 28 et 32). Tergites moyens de l'abdomen, chacun avec une bande transversale jaunâtre. Coloration des fémurs du type présenté sur la figure 34. Tendance à trois dents sous chaque griffe tarsale *R. semicolorata*.
—. Pli de la lamelle de la première branchie triangulaire mais à angle libre plus ou moins obtus ou arrondi, et à bord antérieur droit ou convexe (fig. 33). Tergites moyens de l'abdomen uniformément colorés. Coloration des fémurs du type présenté sur les figures 35 et 36. Tendance à deux ou, rarement, à trois dents sous chaque griffe tarsale 3.
3. Au moins la majorité des épines, de la surface dorso-centrale des fémurs postérieurs, à bords nettement divergents vers l'apex (fig. 39). Fémurs à tache foncée arrondie et nette, colorée en violet noir ou en violet roux (fig. 35). 10^e tergite de l'abdomen nettement plus clair que les tergites moyens
R. ferruginea.
—. Au moins la majorité des épines, de la surface dorso-centrale des fémurs postérieurs, à bords convergents, parallèles ou seulement légèrement divergents vers l'apex (fig. 37 et 38). Fémurs à tache foncée ovale et plus ou moins diffuse, colorée en violet roux, d'une teinte rougeâtre (fig. 36). 10^e tergite de l'abdomen de même couleur ou à peine plus clair que les tergites moyens

R. picteti picteti et

R. picteti carpathica.

4. RÉPARTITION ET BIOLOGIE

Rhithrogena semicolorata est commune en Grande-Bretagne dans le fond pierreux de petits ruisseaux (« small becks »), mais se rencontre aussi dans les rivières — comme seule parmi les espèces de son groupe sur ce territoire (KIMMINS, 1954 et MACAN, 1961). En Europe continentale, elle semble aussi largement répan-

¹ La constance de ces caractères devrait être confirmée par l'étude d'un matériel plus abondant.

due, au moins depuis le versant nord des Pyrénées jusqu'aux Carpathes roumaines, vivant au stade larvaire surtout dans les grandes et moyennes rivières submontagneuses, mais aussi dans certains torrents importants et ruisseaux des montagnes, au-dessous d'environ 800 m d'altitude. Les adultes capturés dans les Hautes-Tatras au-dessus de 1600 m témoignent qu'à ce stade, l'imago peut effectuer des migrations en amont des eaux courantes, sur une distance de quelques kilomètres. La question de la présence de cette espèce dans les autres régions de l'Europe, et surtout au sud de l'arc alpino-carpathique n'est pas claire et devrait être confirmée par des nouvelles recherches.

R. ferruginea a une répartition géographique similaire et peut cohabiter avec *R. semicolorata* dans certains secteurs des cours d'eau, mais elle vit de préférence là où le débit est moins important: les petites rivières et les ruisseaux des collines et des montagnes, au-dessous de 1000 m d'altitude. Dans certaines régions, elle peut aussi monter le long des petits ruisseaux jusqu'au voisinage immédiat de leurs sources — comme c'est le cas dans la Jura Krakowsko-Czestochowska, où seule cette espèce semble être représentée.

R. picteti picteti et *R. picteti carpathica* peuplent les mêmes secteurs des cours d'eau dans les régions géographiques correspondantes et, toutes les deux, présentent dans leur répartition une assez large amplitude altitudinaire. *R. p. carpathica* est commune dans les ruisseaux carpathiques de basse et moyenne montagne, selon mes recherches de 300 à 1200 m d'altitude. Elle peut cohabiter avec *R. ferruginea* dans les secteurs des cours d'eau à débit plus grand, mais elle est seule à occuper leurs secteurs supérieurs et situés près des sources. Dans certains ruisselets forestiers, on observe des populations ayant des dimensions nettement moins grandes, indépendamment de la date de récolte et de l'altitude. Il semble qu'on peut faire des constations semblables dans les Alpes et les Pyrénées pour *R. p. picteti*, quoique cette sous-espèce monte jusque vers 2000 m.

Il n'est pas possible pour l'instant de dire quelque chose de plus précis sur la répartition et la biologie de *R. drieri*. Toutes les autres espèces semblent avoir une génération par an. *R. semicolorata* a en Grande-Bretagne une période de vol qui s'étend de mai à août (MACAN, 1960 et 1961). La même espèce en Europe continentale semble avoir une période de vol beaucoup moins étalée: de la fin d'avril à la fin de juin. Dans la Raba vers 250-300 m d'altitude par exemple, le vol commence au début du mois de mai et s'effectue pour les 90-95 % pendant les quatre semaines suivantes. Les autres espèces sont observées à l'état adulte du commencement de mai (ou même de la fin d'avril — dans les Alpes) à la fin de septembre ou un peu plus tard, et étallements de leur période de vol semble fonction de l'altitude plus nettement que pour *R. semicolorata*. Cependant *R. ferruginea* a été récoltée à l'état adulte en plus grande quantité pendant le mois de mai et de juin, et *R. p. carpathica* était très abondante de la fin du printemps à la fin de l'été.

RÉSUMÉ

La redescription de l'imago mâle et de la larve de *Rhithrogena semicolorata* (Curtis) [= *R. semitincta* (Pictet), *vulpecula* Klapálek et *grisoculata* Bogoescu] et *R. ferruginea* Navás est faite pour l'Europe continentale, de même que la description de *R. dorieri* n. spec. et de *R. picteti* n. spec. (= *R. semicolorata* sensu Pictet), avec la sous-espèce géographique *R. picteti carpathica* n. subspec., toutes d'après du matériel provenant de l'Europe occidentale et centrale, et après examen des spécimens des collections originales de Pictet et de Navás concernant certaines des espèces traitées.

Des remarques sont jointes sur les femelles et les subimagos de la plupart des espèces, avec des notes synonymiques ainsi que des généralités sur leur biologie et leur répartition.

L'auteur donne les caractères généraux des larves, et une clé de détermination des adultes mâles et des larves des espèces du groupe *semicolorata* du genre *Rhithrogena*.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird eine Wiederbeschreibung der männlichen Imago sowie der Larve von *Rhithrogena semicolorata* Curtis [= *R. semitincta* (Pictet), *vulpecula* Klapálek und *grisoculata* Bogoescu] und von *R. ferruginea* Navás für das europäische Festland gegeben sowie *R. dorieri* n. spec., *R. picteti* n. spec. (= *R. semicolorata* sensu Pictet) mit der Unterart *R. picteti carpathica* n. subspec. auf Grund von west- und mitteleuropäischem Material sowie einer Untersuchung der Original-exemplare der Sammlungen Pictet und Navás als neu beschrieben.

Ferner werden Hinweise auf die Weibchen sowie Subimagines der Mehrzahl der Arten, auf eine mögliche Synonymie sowie allgemeine Betrachtungen über deren Biologie und Verbreitung gebracht.

Eine allgemeine Kennzeichnung der Larven sowie ein Bestimmungsschlüssel der adulten Männchen sowie der Larven der *semicolorata*-Gruppe der Gattung *Rhithrogena* beschliessen die Arbeit.

SUMMARY

The redescription of the male imago and of the larva of *Rhithrogena semicolorata* (Curtis) [= *R. semitincta* (Pictet), *vulpecula* Klapálek, *grisoculata* Bogoescu] and *R. ferruginea* Navás is given for continental Europe and also the description of *R. dorieri* n. spec., *R. picteti* n. spec. (= *R. semicolorata* sensu Pictet), with the geographical subspecies *R. picteti carpathica* n. subspec.—all based on the material of western and central Europe and after examination of the specimen in the original collection of Pictet and Navás, concerning certain of the species treated here.

Remarks on the females and on the subimagos of most of the species are added, as well as a possible synonymy and generalities on their biology and distribution. A general characteristic of the larvae and a key for their identification of the adult males and of the larvae of *Rhithrogena* belonging to the *semicolorata*-group are presented.

BIBLIOGRAPHIE

- BIANCHERI, E. 1964. *Note sugli Efemerotteri italiani — XIII. Reperti di Epeorus assimilis Eaton 1885 et di Rhithrogena semicolorata Curtis 1834*. Boll. Soc. ent. ital. 94: 83-85.
- BOGOESCU, C. 1933. *Neuer Beitrag zur Kenntnis der Ephemeropterenfauna Rumäniens*. Not. biol. 1: 69-77.
- 1958. *Ephemeroptera*. Fauna Republicii Populare Romîne. 7 (3): Bucuresti, 187 pp.
- CURTIS, F. 1834. *Descriptions of some non descript British species of Mayflies*. Lond. Edinb. Dubl. Phil. Mag. 3: 103-122.
- EATON, A. E. 1883-1888. *A Revisional Monograph of Recent Ephemeridae or Mayflies*. Trans. Linn. Soc. Lond., Zoology. 3: 352 pp. + 65 pl.
- GRANDI, M. 1953. *Contributi allo studio degli Efemeroidi italiani. XVII. Ecdyonuridae*. Boll. Ist. Ent. Univ. Bologna. 19: 307-386.
- 1960. *Ephemerioidea*. Fauna d'Italia. 3, Bologna. 472 pp.
- KIMMINS, D. E. 1936. *Rhithrogena semicolorata Curtis and R. semitincta Pictet (Ephemeroptera)*. Entomologist 69: 279-280.
- 1954. *A Revised Key to the adults of the British species of Ephemeroptera*. Sci. Publ. Freshw. Biol. Ass. 15: 1-71.
- KLAPALEK, F. 1905. *Ephemeridarum species quatuor novae*. Cas. Cesk. Spol. Ent. 2: 75-79.
- LANDA, V. 1959. *Jepice-Ephemeroptera*. Klíč zvířeny CSR. 3, Praha, 143-181.
- 1969. *Jepice-Ephemeroptera*. Fauna CSSR. 18, Praha, 350 pp.
- LESTAGE, J. A. 1917. *Contribution à l'étude des larves des Ephémères Paléarctique*. Ann. Biol. Lacustre, 8: 213-459.
- MACAN, T. T. 1958. *Descriptions of the nymphs of the British species of Heptagenia and Rhithrogena (Ephem.)*. Ent. Gaz. 9: 83-92.
- 1960. *The effect of temperature on Rhithrogena semicolorata (Ephem.)*. Int. Rev. Hydrobiol. 45: 197-201.
- 1961. *A key to the nymphs of the British species of Ephemeroptera*. Sci. Publ. Freshw. Biol. Ass. 20: 1-64.
- MIKULSKI, J. St. 1936. *Jetki (Ephemeroptera)*. Fauna Slodkowodna Polski. 15, Warszawa, 168 pp.
- NAVAS, J. 1905. *Notas zoologicas*. Bol. Soc. Aragon. Cienc. Nat. 4: 4-5.
- PICTET, F.-J. 1843-1845. *Histoire naturelle générale et particulière des insectes Névroptères. Seconde monographie : famille des Ephémérines*. Genève, 300 pp. + 47 pl.
- ŠAMAL, J. 1925. *Nymphy českých jepic*. Cas. Českoslov. Spol. Ent. 22: 6-11.
- SCHOENEMUND, E. 1930. *Eintagsfliegen oder Ephemeroptera*. Die Tierwelt Deutschlands. 19, Jena, 106 pp.

- SOWA, R. 1965. *Ecological characteristics of the bottom fauna of the Wielka Puszcza stream*. Acta Hydrobiol. 7, Suppl. 1: 61-92.
- THOMAS, A. 1968. *Quelques Ecdyonurus et Rhithrogena européens de la collection Navás (Ephemeroptera)*. Ann. Limnol. 4: 209-218.
- UJHELYI, S. 1959. *Kérészek, Ephemeroptera*. Fauna Hungariae. 49, Budapest, 96 pp.
- ULMER, G. 1929. *Eintagsfliegen, Ephemeroptera*. Die Tierwelt Mitteleuropas. 4, Leipzig, 43 pp.
-

COMMUNICATIONS

FAITES PENDANT LA SESSION DE LA SOCIÉTÉ HELVÉTIQUE DES SCIENCES NATURELLES
A BÂLE LES 16-18 OCTOBRE 1970

MITGETEILT AN DER JAHRESVERSAMMLUNG DER SCHWEIZERISCHEN NATURFORSCHENDEN
GESELLSCHAFT IN BASEL, DEN 16-18 OKTOBER 1970.

Seront publiées plus tard ou ailleurs :

Werden später oder an anderem Orte veröffentlicht :

U. Rysler, Lausanne. — Die Ultrastruktur der Mitosekerne in den Plasmodien von *Physarum polycephalum*. Zeitschr. f. Zellforsch. 110 (1) 1970.

R. Locher und **H. Jungen**, Zürich. — Eilegeperiodik bei *Drosophila suboscuro*.

F. Roemer, Bern. — Töne mit Lockwirkung auf die Männchen und die Flutöne des Weibchens beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L.

E. Ernst, Basel. — Mehrjährige Beobachtungen über das Wachstum ostafrikanischer *Cubitermes*-Nester (*Insecta, Isoptera*).

V. Ditttrich, Basel. — Elektronenoptische Untersuchungen über den Atmungsmechanismus von Spinnmilbeneiern. Entomologia experimentalis ad applicata (1971)

M. Jotterand, Lausanne. — Un nouveau système polymorphe chez une nouvelle espèce de *Leggada* africaine, *Mus gounda* (Petter). Experientia (1970)

N^o 57. Georg Pilleri, Carola Kraus und Margarete Gihl. —
Frequenzanalyse der Laute von *Platanista indi* (Cetacea).¹
(Mit 6 Abbildungen und 3 Tabellen)

Hirnanatomisches Institut der Psychiatrischen Universitätsklinik Waldau—Bern, Tierpsychologisches Laboratorium (Direktor: Prof. Dr. G. Pilleri).

Bioakustisch sind die Süsswasserdelfine sehr wenig erforscht. Die Untersuchungen beziehen sich auf sporadische Beobachtungen, die bei Tieren in Gefangenschaft durchgeführt wurden. Von *Platanista indi* (BLYTH, 1859)² existiert nur ein Sonagramm über drei Tiere, die 1968 aus dem Indus nach San Francisco transportiert wurden, im Aquarium aber keine Futterfische zu sich nahmen und nach etwa 2 Monaten Gefangenschaft an Pneumonie starben (HERALD, 1969, HERALD *et al.*, 1969). Im Dezember 1969 ist es uns gelungen, ein Pärchen von *Platanista* aus dem unteren Indus schonend nach Bern zu transportieren, sodass sie — trotz eines Aufenthaltes von 30 Stunden ausserhalb des Wassers — sich rasch den neuen Verhältnissen anpassen und Fische spontan erbeuten konnten (PILLERI, 1970a). Beide Tiere waren in der ersten Zeit zusammen in einem Tank aus Polyäthylen von $2,10 \times 4,10 \times 1,20$ m untergebracht. Seit dem 22.7.1970 lebt das ♂ in einem grösseren Stahlbassin von $3,95 \times 5,25 \times 1,35$ m, das mit einer Trocalfolie isoliert ist. Die Wassertemperatur beträgt 22—24° C und die relative Luftfeuchtigkeit des Raumes, in welchem die Becken frei stehen, 70—80%. Das Wasser wird täglich über Sand filtriert und etwa ein Drittel der Totalwassermenge wird erneuert. Unter diesen Bedingungen leben die Tiere seit dem 27. Dezember 1969 in gutem Zustand und nehmen zusammen täglich 3—4 kg Fische zu sich (PILLERI, KRAUS und GIHR, 1970).

METHODIK³

Die akustische Einrichtung besteht aus zwei LC-32 Atlantic Research Co. Hydrophonen, die einen Frequenzgang bis zu 100 kHz besitzen. In der Mitte eines jeden Beckens wird jeweils ein Hydrophon etwa 40 cm tief in das Wasser

¹ Durchgeführt mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung, Gesuch-Nr. 3.14.68.

² In der Arbeit von HERALD *et al.* (1969) und auch in unseren früheren Publikationen wurde diese Art noch als *gangetica* bezeichnet. Inzwischen haben wir die Beschreibung von BLYTH rehabilitiert und die Synonymie *indi* = *gangetica* (ANDERSON, 1878) aufgehoben (PILLERI, 1970 b).

³ Für technische Ratschläge sind wir den Herren Prof. Dr. Werner von der Generaldirektion der PTT Bern, Herrn dipl. ing. Kudelski, Cheseaux, Herrn dipl. ing. Günther von der Firma Bruel & Kjaer, Zürich und Herrn Ingenieur Weibel von der Firma Tektronix, Zug, zu Dank verpflichtet.

eingetaucht. An das Hydrophon wird ein Preamplifier vom Typ 2619 der Firma Bruel & Kjaer angeschlossen. Die weiteren Geräte sind auf der Abbildung 1 dargestellt. Zur Analyse der vom Tier ausgestrahlten Impulse wird ein zweikanaliges Tektronix-Kathodenstrahl-Speicher-Oscilloskop Typ 564 b verwendet. Als Einschub dient der Time Base Typ 2 B 67, sowie der Dual-Trace Amplifier Typ 3 A 6. Oscilloskopische Photographien werden mit einer Polaroidkamera C 12



ABB. 1.

Bioakustisches Laboratorium:

- a. Kathodenstrahl-Speicher-Oscilloskop
- b. Polaroidcamera
- c. TV Monitor
- d. Amplifier
- e. Terz- und Oktavfilter
- f. Pegelschreiber
- g. Tonbandgerät

aufgenommen. Ein Pegelschreiber 2305 Bruel & Kjaer ermöglicht über einen Schall- und Schwingungsverstärker Typ 2606 Bruel & Kjaer Langzeitaufzeichnungen und erfasst Signale bis zu einer Frequenz von 200 kHz. Sur Frequenzanalyse wird ein Terz- und Oktavfilter Typ 1614/15 Bruel & Kjaer verwendet. Für die Tonbandaufnahmen schliessen wir die gleichen Hydrophone einem Nagra IV L Kudelski Tape-recorder an. Der dazugehörige Vorverstärker hat einen Frequenzbereich von 10 Hz—30 kHz. Diese Einrichtung wurde auch bei den Feldbeobachtungen am Indus benutzt. Die Tonbandaufnahmen können gleichzeitig mit den Direktaufnahmen der Impulse über das zweite Hydrophon im Zweikanal-Oscilloskop betrachtet werden. An das Nagra IV L — Gerät sind Kopfhörer und Lautsprecher angeschlossen. Das Verhalten der Tiere wird über eine Fernsehkamera mit TV-Monitor kontrolliert.

Es sind akustische Aufnahmen der Laute der beiden Tiere in Gefangenschaft durchgeführt, ausserdem die aus dem Indus mitgenommenen Tonbänder analysiert worden.

ERGEBNISSE

a. *Der Einzelimpuls* (Abb. 2a, b, c)

Unabhängig von der Tageszeit konnten bei gefangen gehaltenen Tieren stets Einzelsignale in einer Frequenzhöhe zwischen 30 und 80 kHz registriert werden. Die Dauer dieser Signale bewegt sich zwischen 33 und 12 μ sec. Wie aus Einzeluntersuchungen hervorgeht, ist die Frequenz der akustischen Signale des ♂ in Gefangenschaft um etwa 10 kHz höher als die des ♀ (Tab. 1).

Abbildung 2a zeigt einen Einzelimpuls von 60 kHz. Der ersten Schwingung mit einer Amplitude von ca 0,01 Volt folgen mehrere Nachschwingungen kleinerer Amplitude. Wenn sich zwei Tiere im gleichen Bassin befinden, folgt öfters der ersten Schwingung eine zweite von gleicher oder etwas geringerer Amplitude. Der Abstand zwischen erster und zweiter Schwingung ist variabel.

Befindet sich nur ein Tier im Becken, so zeigt die Aufnahme eines Einzelsignales wohl noch kleinere Nachschwingungen, aber eine zweite Schwingung tritt nicht mehr auf (Abb. 2b). Die im natürlichen Lebensraum aufgenommenen Signale erscheinen niederfrequenter als die bei Tieren in Gefangenschaft registrierten, da das Nagra-Tonbandgerät nur Aufnahmen bis zu 30 kHz erlaubt. Die Frequenzhöhe dieser Einzelimpulse bewegt sich zwischen 14 und 23 kHz, die Impulsdauer entsprechend zwischen 69 und 38 μ sec (Abb. 2c und Tab. 3).

b. *Impulsfolgen* (Abb. 3a, b, c, 4)

Wie aus den Tabellen 1—3 hervorgeht, schwankt die Impulsrate pro Sekunde beträchtlich. Beim Einzeltier in Gefangenschaft lassen sich Phasen intensiverer von solchen geringerer Signalgebung unterscheiden (Tab. 1). Im Minimum werden vom ♀ etwa 1—17, vom ♂ ca 3—28 Impulse pro sec abgegeben (Abb. 3a). Kurz vor dem Auftauchen kommt es zu einer leichten Erhöhung der Impulszahl auf 10—17 pro sec (Abb. 3b). Das Ausstossen der Atemluft setzt bereits unter Wasser ein, etwa in dem Moment, als die Schnabelspitze die Wasseroberfläche berührt.

Ein deutlicher Impulsanstieg erfolgt stets bei der Ortung eines Gegenstandes (ins Wasser getauchter Stab, Fische, etc.) und in Aufregung (Abb. 3c, Tab. 1). Das ♂ gibt sowohl in Ruhe als auch bei erhöhter Tätigkeit pro sec im allgemeinen mehr Impulse ab als das ♀. Die Zahl der Impulse variiert beim ♂ zwischen 3—53, beim ♀ zwischen 1—42 pro sec. Ob hier ein genereller oder individuell bedingter Unterschied vorliegt, lässt sich vorläufig nicht entscheiden.

Eine erhöhte Impulsrate ergibt sich auch, sobald zwei Delfine zusammen in einem Becken sind. Der enge Lebensraum und die dauernde Ortsveränderung

TABELLE 1

Analyse der akustischen Impulse von Platanista indi in Gefangenschaft (1 Tier im Bassin)

Tier	Zeit	Volt/Div.	Time/Div. μsec	Frequenz kHz	Impulsdauer μsec	Volt/Div.	Time/Div. sec	Impulse pro sec	Bemerkungen
♂	14.00—15.00					1	0,1	3—28	in „Ruhe“ Ortung eines Gegenstandes Tiere in Aufregung Ortung eines Gegenstandes Fütterung
	15.00—16.00					1	0,1	11—53	
	16.00—17.00	1	10	58—76	17—13	1	0,1	39—46	
	17.00—18.00					1	0,1	43—50	
♀	14.00—15.00					1	0,1	1—17	in „Ruhe“ Ortung eines Gegenstandes Vor dem Auftauchen Ortung eines Gegenstandes Ortung lebender Fische Fütterung
	15.00—16.00					1	0,1	8—42	
	16.00—17.00	1	10	50—66	20—15	5	0,1	10—17	
	17.00—18.00					1	0,1	29—39	
						1	0,1	27—32	
						1	0,1	2—35	

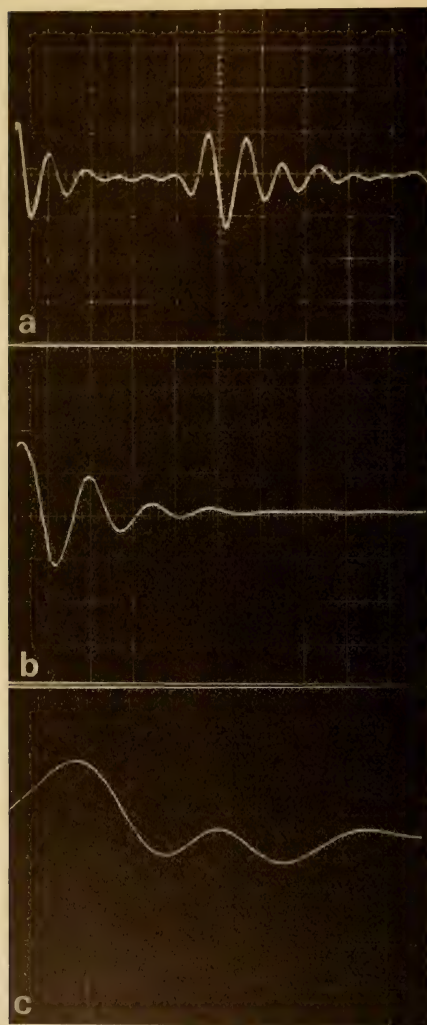


Abb. 2

Einzelimpulse:

a. 2 Tiere, 0,01 V, 20 μ s, 60 kHz. (Bassin)

b. 1 Tier, 1 V, 10 μ s, 66 kHz. (Bassin)

c. 1 Tier, 1 V, 10 μ s, 28 kHz. (Indus-Tonbandgerät)

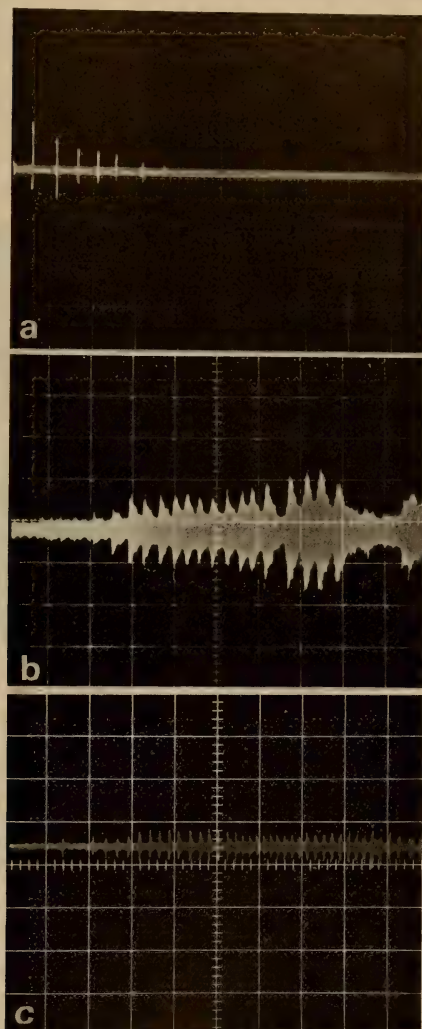


ABB. 3.

Impulsfolgen:

- a. In Ruhe. 7 Impulse/sec, 0,1 s, 1 V
- b. Leichter Impulsanstieg vor dem Auftauchen
17 Impulse/sec, 0,1 s, 1 V
- c. Starker Impulsanstieg bei Ortung
39 Impulse/sec, 0,1 s, 1 V

der Tiere, die stets in Bewegung sind, zwingt zu einer vermehrten Abgabe von Impulsen. Bei solchen Verhältnissen steigt die minimale Impulsrate von 1—3 auf etwa 15—20 Signale pro sec (Tab. 2). Während der Fütterung mit lebenden Fischen kommt es zu einer weiteren Intensivierung mit einem Impulsanstieg auf 55—65, manchmal sogar auf 90 Impulse pro sec (Tab. 2).

Untersuchungen am Einzeltier in einem kleinen Tümpel am Indus (siehe PILLERI, 1970 b) brachten ähnliche Befunde. Eine freilebende *Platanista* entsendet

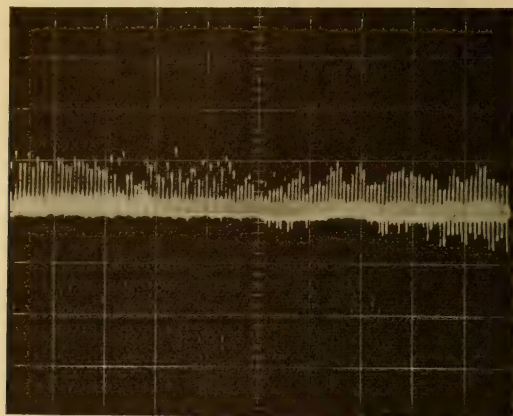


Abb. 4.

Impulsfolge:
Grosse Impulsfolge eines Tieres im Indus
124 Impulse/sec, 0,1 s, 1 V

zwischen 1—124 Impulse pro sec (Tab. 3, Abb. 4). Gefangen gehaltene Tiere geben bei Tag und Nacht unterschiedlich lange Impulssalven ab. Der Abstand zwischen den einzelnen Salven, d.h. die Zeit, während der nicht gesendet wird, beträgt bei einem Tier minimal 4, maximal 60 sec. Sind zwei Tiere in einem Becken, so ergeben sich kürzere Sendepausen von ca 1—4 sec.

c. Frequenzanalyse (Abb. 5, 6)

Gefilterte Impulse von 10 Hz bis zu 100 kHz von einem oder zwei Tieren zusammen wurden auf den Pegelschreiber übertragen. Diese Aufnahme dauerte 4 h. In Abständen von 5 Minuten wurde der Filter auf den nächsthöheren Frequenzbereich eingestellt.

Zwischen 10 und 40 Hz lassen sich konstant Schallwellen ohne Impulscharakter registrieren, deren Natur uns noch nicht klar ist. Ein zweiter, immer

TABELLE 2

Analyse der akustischen Impulse von Platanista indi in Gefangenschaft (2 Tiere im Bassin)

Zeit	Volt/Div, μsec	Time/Div, μsec	Frequenz kHz	Impulsdauer μsec	Volt/Div, msec	Time/Div, msec	Impulse pro sec	Bemerkungen
10.00—11.00	0,01	20	50—60	20—16				
11.00—11.30					0,01	20	15—60	
10.30—11.30	0,01	20	30—70	33—14				wiederholtes, heftiges Brummen
15.00					0,01	20	20—30	Tiere hungrig
15.00—16.00	0,01	20	55—70	18—14				vor der Fütterung
15.00—16.00	0,01	5	40—80	25—12				
15.30	0,01	20	45—70	22—14	0,01	20	15—55	
15.30—16.00					0,01	20	15—50	
16.00					0,01	20	30—40	vor der Fütterung
16.30	0,01	20	40—70	25—14				vor der Fütterung
16.35—16.55	0,01	20	50—80	20—12	0,01	20	30—65	Fütterung
16.55—17.15	0,01	20	40—80	25—12	0,01	20	30—90	Fütterung
17.00					0,01	20	20—65	Fütterung
17.00					0,01	20	25—55	Fütterung

TABELLE 3

Analyse der akustischen Impulse von Platanista indi bei natürlichen Umweltsbedingungen

Anzahl der Tiere	Datum	Ort der Aufnahme	Volt/Div.	Time/Div. μ sec	Frequenz kHz	Impulsdauer μ sec	Volt/Div	Time/Div	Impulse pro sec	Bemerkungen
1	18.11.69 10.00	Tappu (Indus)	1	20	14,7—22,7	68—44	1	0,1 sec	1—124	Tonband IV
			1	10	21,7—23	46—38	1	20 msec	80	
							1	5 msec	120	
1	18.11.69 10.00	Tappu (Indus)	1	50	18	55	1	0,1 sec	80	Tonband V
			1	20	16,6—22,7	60—44				
			1	10	14,4—21	69—47				

wieder abgrenzbarer Bereich umfasst die Frequenzen von 50—630 Hz. Sie stellen keine biologischen Signale dar und sind z.T. als Sinuswankungen des Netzstromes zu betrachten.

Ab 800 Hz bis 100 kHz lassen sich deutlich in jedem untersuchten Frequenzbereich von den Tieren stammende Signale nachweisen. Zwischen 800 Hz und 16 kHz bewegen wir uns noch im menschlichen Hörbereich, und man hört deutlich neben den Delphinlauten auch Wassergeräusche, die von Schwimmbewegungen

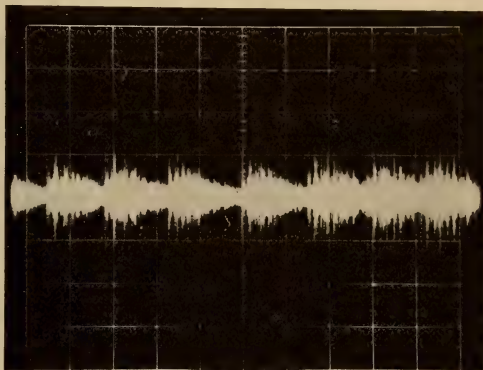


ABB. 5.

Gefilterte Impulsfolge:
0,01 V, 20 ms, 50 kHz

und vom Auftauchen herrühren. Von 20—100 kHz sind es echte Sonarimpulse; der Hauptenergieanteil findet sich im Frequenzbereich von 50 kHz. Abbildung 5 gibt eine gefilterte Impulsfolge von 50 kHz wieder. Die ausgesandten Signale werden von der Bassinwand reflektiert. Oscilloskopisch ist dieses Echo in dem trapezförmigen Abfallen der einzelnen Impulse erkennbar. Schalllaute über 100 kHz sind am Oscilloskop noch schwach nachweisbar. Vermutlich liessen sich mit einem anderen Hydrophon, dessen Aufnahmebereich bis zu 200 kHz reicht, Signale höherer Frequenzen registrieren.

Die Befunde am Einzeltier stimmen mit jenen an zwei Tieren in einem Becken überein. Eine Frequenzanalyse ist auf Abbildung 6 graphisch dargestellt.

DISKUSSION

Da *Platanista indi* einen extrem reduzierten Schapparat, dafür ein umso entwickelteres akustisches System besitzt, war anzunehmen, dass sich das Tier akustisch mittels Sonar orientiert.

HERALD *et al.* (1969) sprechen von einer konstanten Abgabe von Lauten bei dieser Delphinart. Unsere Untersuchungen zeigen hingegen deutlich, dass zwischen den einzelnen Impulssalven 1—60 sekundenlange Sendepausen eingeschaltet sind. Entgegen der weiteren Behauptung von HERALD *et al.* (1969), die

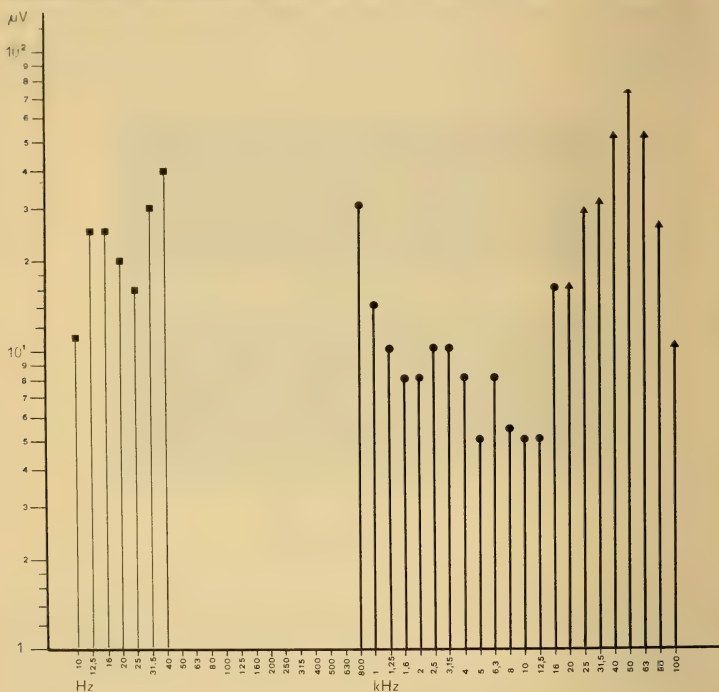


ABB. 6.

Graphische Darstellung einer Frequenzanalyse der Laute bei *Platanista indi*

für die Signale des indischen Flussdelphins einen Frequenzbereich von 15—60 kHz angeben, haben wir für die Sonarimpulse dieser Art Frequenzen von 20—100 kHz bestimmt. Vermutlich wird dieser Bereich noch wesentlich überschritten. Ueber die Natur der daneben vorkommenden niederfrequenten Signale von 800 Hz — 16 kHz kann nichts genaues ausgesagt werden. ANDERSEN und PILLERI (1970) stellten auf Grund einer Tonbandanalyse mittels eines sound spectrum analyzer im Bereich von 85 Hz — 20 kHz drei verschiedene Typen von Signalen fest:

1. regelmässig erzeugte hohe clicks geringerer Intensität mit einer Wiederholungsrate von 80 Impulsen/sec. Der Hauptenergieanteil liegt bei 10 kHz.
2. Tiefe clicks viel stärkerer Intensität, mit einer regelmässigen Impulszahl von 50/sec.
3. Sehr kurze, in langen unregelmässigen Intervallen auftretende intensive clicks. Sie erinnern an das „Zähneklappern“ bei *Phocoena phocoena*. CALDWELL *et al.* (1966) vermuten ähnliche Laute beim Amazonasdelphin.

Nach diesen Autoren sollen sich die Impulse von *Inia geoffrensis* zwischen 2—16 kHz bewegen.

Wie unsere Beobachtungen zeigten, sendet *Platanista indi* in Gefangenschaft 1—90 Impulse pro sec, das freilebende Tier sogar bis zu 124 Impulse pro sec. HERALD *et al.* (1969) fanden für die gleiche Art eine Impulsrate von nur 20—50 pro sec. *Inia geoffrensis* in Gefangenschaft kommt nach CALDWELL *et al.* (1966) auf 30—80 Impulse pro sec. Diese Delphinart liegt damit in der gleichen Grössenordnung wie *Platanista*.

Nach unseren Feststellungen steigt bei Störung des Milieus durch plötzliches Eintauchen fremder Gegenstände ins Wasser oder durch die Zugabe von lebenden Futterfischen die Impulsquote deutlich an. Der Behauptung von HERALD *et al.* (1969), Hindernisse in der Umgebung des Delphins würden die Impulsrate nicht beeinflussen, können wir nicht zustimmen. Abgesehen davon, dass HERALD und Mitarbeiter keine Feldaufnahmen durchgeführt haben, sind wir der Meinung, dass die Aquariumaufnahmen der amerikanischen Autoren in einen Zeitraum fielen, als die Tiere schon krankhaft verändert waren und somit einem unphysiologischen Zustand entsprechen.

ZUSAMMENFASSUNG

Es wird eine bioakustische Analyse der Laute von *Platanista indi* durchgeführt. Die Impulsrate von Tieren in Gefangenschaft kommt auf 90 Impulse/sec, die freilebender Delphine auf 124 Impulse/sec. Zwischen den einzelnen Impulssalven sind etwa 1—60 sekundenlange Sendepausen eingeschaltet. Die Impulse liegen in Frequenzbereichen von 800 Hz — 16 kHz und von 20—100 kHz. Die letzteren weisen deutlichen Sonarcharakter auf. Ein Teil der Signale zwischen 800 Hz und 16 kHz sind Wassergeräusche, die durch das Auftauchen (Blasen) und die Schwimmbewegungen der Tiere verursacht werden. Zum grössten Teil sind es jedoch biologische Signale noch unklarer Natur. Diesen Impulsen kommt wahrscheinlich kommunikative Bedeutung zu. Anatomische Befunde und experimentelle Erfahrungen sprechen für das Bestehen einer Sonarorientierung bei *Platanista indi*.

RÉSUMÉ

Il a été procédé à une analyse bioacoustique des sons émis par *Platanista indi*. La répétition des impulsions, chez les animaux en captivité, a atteint la fréquence de 90 impulsions/seconde, tandis que chez le dauphin en liberté elle s'élève à 124 impulsions/seconde. Entre les salves d'impulsions successives s'intercalent des temps de pause de 1 à 60 secondes environ. Les intensités des fréquences enregistrées s'inscrivent entre 800 Hz — 16 kHz et 20—100 kHz. Les dernières montrent un caractère sonar manifeste. Une partie des signaux, dans la marge de 800 Hz à 16 kHz, est due à du bruitage causé par l'eau même, à la suite des émergences des animaux, de leur natation et du dégagement de bulles d'air. Pour la majeure partie des signaux, il s'agit cependant encore de signaux biologiques de nature non éclaircie; ils doivent vraisemblablement être relatifs à des activités de communications animales. Tant les données anatomiques que les épreuves expérimentales suggèrent l'existence d'une orientation sonar chez *Platanista indi*.

SUMMARY

A bioacoustic analysis is made of the noises of *Platanista indi*. Pulse repetition rates measured in animals in captivity are 90 pulses/sec, and in dolphins at liberty, 124 pulses/sec. The intervals between the repetition rates are about 1—60 seconds. The pulses lie in the 800 c/s—16 kc/s and 20—100 kc/s frequency ranges. The latter are distinctly sonar pulses. Some of the signals in the 800 c/s—16 kc/s range are caused by water noises when surfacing (blowing) and swimming. Most are, however, biological signals, the nature of which is as yet undetermined. These pulses are probably connected with a communication system. Anatomical findings and results of experiments point to the existence of sonar orientation in *Platanista indi*.

LITERATUR

- ANDERSEN, S. and G. PILLERI. 1970. Audible sound production in captive *Platanista gangetica*. *Investigations on Cetacea*, Vol. II. Ed. G. Pilleri, Berne. pp. 83—86.
- CALDWELL, M. C., D. K. CALDWELL and W. E. EVANS. 1966. Sounds and behaviour of captive Amazon freshwater dolphins, *Inia geoffrensis*. *Contrib. in Science*, No. 108: 1—24.
- HERALD, E. S. 1969. *Field and aquarium study on the blind river dolphin, Platanista gangetica*. Steinhart Aquarium, San Francisco.
- R. L. BROWNELL, Jr., F. L. FRYE, E. J. NORRIS, W. E. EVANS and A. B. SCOTT. 1969. Blind river dolphin: First side-swimming cetacean. *Science*, 166: 1408—1410.

- PILLERI, G. 1970a. *The capture and transport to Switzerland of two live Platanista gangetica from the Indus river. Investigations on Cetacea*, Vol. II. Ed. G. Pilleri, Berne, pp. 61—68.
- 1970b. *Observations on the behaviour of Platanista gangetica in the Indus and Brahmaputra rivers. Investigations on Cetacea*, Vol. II. Ed. G. Pilleri, Berne, pp. 27—60.
- M. GIHR and C. KRAUS. 1970. *Feeding behaviour of the Gangetic dolphin, Platanista gangetica, in captivity. Investigations on Cetacea*, Vol. II. Ed. G. Pilleri, Berne, pp. 69—73.

N^o 58. **Ulrich Halder und Rudolf Schenkel**, Basel. — Putzsymbiose zwischen Banteng (*Bos javanicus*) und Sundakrähne (*Corvus enca*).

Putzsymbiosen sind bisher vor allem unter Fischen (FEDER, 1966), seltener zwischen Fischen und andern Wübeltieren beobachtet worden; alt bekannt — aber umstritten — ist auch die Putzsymbiose zwischen Krokodilwächter und Nilkrokodil. Bei den mehrfach beschriebenen Formen der Vergesellschaftung von grossen Huftieren und auf ihnen nach Kleintieren jagenden Vögeln — Madenhacker (*Buphagus*) und Lappenstar (*Creatorhura*) in Afrika, Maina (*Acridotheres*) in Indien, Kuhstarling (*Molothrus*) in Nordamerika — liegt keine eigentliche Putzsymbiose vor. Der Säuger kümmert sich nicht um das Putzverhalten des Vogels, sondern wertet allenfalls dessen Alarmverhalten aus (PLAYER und FEELY, 1960; SCHENKEL und SCHENKEL, 1969; SCHENKEL und LANG, 1969; ULLRICH, 1964).

Im Verlaufe einer Untersuchung des Verhaltens und der Oekologie des freilebenden javanischen Banteng von Juli 1969 bis Juli 1970¹ wurde ein Putzsymbiose-Komplex entdeckt, an dem einerseits Banteng und javanisches Wildschwein (*Sus scrofa vittatus*), andererseits Sundakrähne, Gabelschwanzhuhn (*Gallus varius*) und vermutlich zwei Stararten (*Gracupia melanoptera*, *Sturnopastor contra*) beteiligt sind. Hier soll die Putzsymbiose zwischen Banteng und Sundakrähne, wie sie im westjavanischen Ujung Kulon Reservat beobachtet wurde, dargestellt werden.

¹ Finanziert durch das Basler Patronatskomité des WWF für Ujung Kulon (Präsident: Prof. Dr. R. Geigy).

Das Reservat ist zum grössten Teil mit sehr dichter waldartiger Vegetation bedeckt. Einige Grasflächen werden künstlich offen gehalten. Sie bilden Anziehungspunkte für die lokalen Bantengpopulationen. Auf dem grössten Weidefeld finden sich täglich 25—35 Banteng ein. In den späten Morgenstunden betreten sie in kleinen Gruppen, die stabile soziale Einheiten darstellen, das Feld, weiden, ruhen und wiederkauen hier und suchen mit der Morgendämmerung wieder den Wald auf. Die Weidefelder bilden auch für andere Säuger — Javamakak (*Macaca irus*) und Wildschwein — und verschiedene grössere Vogelarten — Pfau (*Pavo muticus*), Wollhalsstorch (*Dinoura episcopus*), Gabelschwanzhuhn, seltener auch Bankivahuhn (*Gallus gallus*) und die Sundakräh wichtige Nahrungsgebiete. Die ganze Weidefeldgemeinschaft erweist sich als Alarmgemeinschaft. Banteng und Krähe, seltener auch Gabelschwanzhuhn, verbindet ausserdem die zu beschreibende Putzsymbiose.

Wenn Banteng auf dem Feld eingetroffen sind, so fliegen sehr oft auch Krähen ein und zwar nie einzeln, sondern zu zweit oder in kleiner Gruppe. Es wurden für kürzere Zeit bis zu 5 Krähen auf einem Banteng beobachtet; meist sind sie aber einzeln oder zu zweit auf einem Rind tätig.

Eine volle Putzszene zeigt meist folgenden Verlauf: Banteng (=B) weidet. Krähe (=K) fliegt an und landet auf seinem Rücken. B hält im Weiden inne und bleibt ruhig stehen. K setzt sich auf die Schwanzwurzel oder klammert sich am proximalen Drittel des Schwanzes fest und bearbeitet das Analfeld von B. K setzt sich auf die Karpalgelenke von B und „pflegt“ die proximalen Abschnitte der Extremitäten. B legt sich nach einiger Zeit nieder und hält Kopf und Hals zunächst normal erhoben. K beginnt mit intensiver Pflege, indem sie sich entweder auf dem Körper von B oder am Boden um B herumbewegt.

Je nachdem, wo sich K gerade befindet, präsentiert ihr B gewisse Körperteile, und dies hat zur Folge, dass K diesen Partien ihre Aufmerksamkeit zuwendet; dabei können die folgenden Sequenzen auftreten:

Wenn K auf dem Rücken von B:

B präsentiert den Kopf durch Wenden seitwärts. K bearbeitet das zugewendete Ohr, besonders dessen Innenseite, das Umfeld des Auges und der Nüster. K hüpfte auf den Kopf von B und pflegt Stirn und Nasenrücken.

B präsentiert den seitwärts zugewendeten Kopf mit hochgerichtetem Maul. K richtet seine Aufmerksamkeit auf die Kehlregion von B.

Wenn K am Boden neben B:

B wendet K den Kopf zu und legt ihn nieder. K pflegt den Kopf von B wie oben beschrieben.

B legt sich ganz auf eine Seite und streckt Kopf und Extremitäten aus. K sucht die Unterseite von B, Kehle, Hals, Brust, Bauch, Weichen, Analregion ab, sowie die Innenseiten der Extremitäten.

Es ist hervorzuheben, dass die erwähnten vom Banteng eingenommenen Liegeweisen nur der Präsentation dienen und nicht zum Ruheverhalten gehören. Nach intensiver Pflege während 5—10 Minuten fliegt die Krähe ab, meist auf einen benachbarten Banteng. Der verlassene Banteng bleibt noch einige Minuten mit erhobenem Kopt liegen, rupft gelegentlich etwas Gras, erhebt sich dann und nimmt wieder das Weiden auf.

Die Initiative zu den einzelnen Pflege-Vorgängen geht zum Teil vom Banteng, zum Teil von der Krähe aus. Jede einzelne Aktion ruft beim Symbiosepartner abgestimmte Reaktionen hervor. Allerdings gilt das nur, wenn die Putzstimmung vorherrscht. Das ist für den Banteng meist während der späten Morgen- und Nachmittagsstunden der Fall. Während der heissesten Tageszeit liegen die Rinder, ruhen oder kauen wieder. Sie präsentieren den Krähen dann weniger ausgeprägt und erheben sich nach der Pflege nicht. In den kühleren Abendstunden weiden die Banteng intensiv. Sie dulden dann wohl anfliegende Krähen auf ihrem Rücken, legen sich jedoch nicht nieder, sondern grasen weiter. In dieser Situation pflegen die Vögel wenig ausgeprägt und fliegen bald weg. Beunruhigte Banteng dulden keine Krähen auf sich und vertreiben landende mit Schwingen des Kopfes seitwärts-rückwärts. Bei Alarm in der Weidegemeinschaft springen auch unter Pflege liegende Rinder sofort auf, und die Vögel fliegen ab.

Zweifellos ziehen sowohl Krähe als auch Banteng Nutzen aus ihrer Partnerschaft. Da die Krähen einen grossen Teil des Tages mit der Pflege der Rinder zubringen, darf man schliessen, dass sie so einen entsprechend grossen Teil des Nahrungsbedarfes decken. Sie lesen vor allem Zecken (*Boophilus*, *Amblyomma*) vom Banteng ab und hacken auch die Dasselfliegen-Beulen auf. Für die Banteng sind offensichtlich Ektoparasiten im Innern der Ohrmuschel sehr lästig. Sie präsentieren deren Innenseite besonders oft, sogar noch dann, wenn diese schon blutig gepickt worden ist.

Auf welchen Dispositionen der beiden Partner baut diese Symbiose auf? In Frage kommen folgende Möglichkeiten: Angeborene Auslöse- und Reaktionsmechanismen; Formung durch individuelle Erfahrung; Mitspielen von Komponenten der sozialen Tradition.

Sichere Aussagen sind vorläufig nicht möglich. Was den Banteng betrifft, sei immerhin folgende Vermutung formuliert: Das Beispiel der älteren Gruppenmitglieder beeinflusst früh schon die Reaktionen des Kalbes gegenüber der Krähe. Schon sehr kleine Kälber verhalten sich im Gruppenverband ihr gegenüber völlig vertraut, während sie etwa Reihern oder Hühnern zunächst ängstliche Neugier entgegenbringen. Auf traditioneller Vertrautheit zwischen lokaler Banteng- und Krähen-Population aufbauend dürfte die Erfahrung des individuellen Banteng sein Verhalten gegenüber der Krähe formen. Da bestimmte Präsentierbewegungen zum Erfolg führen, nämlich zum Befreitwerden von Parasiten durch die Krähe, werden erstere adressiert. Dass vom Vogel eine

Dressurwirkung ausgeht, wird durch die Tatsache nahegelegt, dass sich das javanische Wildschwein im Ujung Kulon der Krähe gegenüber ähnlich verhält wie der Banteng. Die Krähe scheint aber auch durch den Banteng auf ihr Putzverhalten dressiert zu werden. Im ostjavanischen Reservat Baluran beobachtete einer der Autoren (U.H.) annähernd identische Putzsymbiosen zwischen Banteng bzw. Wildschwein und Staren-Arten. Volles Verständnis für das Zustandekommen der Symbiose erfordert dementsprechend das Einbeziehen von Banteng und Wildschwein einerseits, von Sundakrähe, Gabelschwanzhuhn und den Staren-Arten andererseits in die Untersuchung.

LITERATUR

- FEDER, H. M. 1966. in " *Symbiosis* " Ed. S. M. Henry. New York Acad. Press, 327—380.
 PLAYER, I. C. and J. M. FEELY. 1960. Lammergeyer, 1: 3.
 SCHENKEL, R. and E. M. LANG. 1969. Handb. d. Zool. 10 (25): 1—56.
 — and L. SCHENKEL-HULLIGER. 1969. " *Ecology and behaviour of the Black Rhinoceros* ". Parey, Hamburg.
 ULLRICH, W. 1964. Zool. Garten, NF. 28: 225—250.

Anschrift der Verfasser: Ulrich Halder, cand. phil., Zoolog. Anstalt der Universität Basel, Rheinsprung 9, 4000 Basel.

Rudolf Schenkel, Prof. Dr., Zoolog. Anstalt der Universität Basel, Rheinsprung 9, 4000 Basel.

N^o 59. **Vreni Germann-Meyer** und **Rudolf Schenkel**, Basel. — Über das Kampfverhalten des Grauen Riesenkänguruhs, *Macropus giganteus*.¹

EINLEITUNG

Die innerartlichen Kämpfe der höheren Säuger lassen sich mehr oder weniger zutreffend den folgenden, nach funktionellen Gesichtspunkten unterscheidbaren Haupttypen zuordnen:

1. *Territorialkämpfe* um das Territorium als Lebensraum und Lebensgrundlage des Individuums oder der geschlossenen sozialen Gruppe.

¹ Mit Unterstützung des Schweiz. National-Fonds, Nr. 4828.

2. *Rangkämpfe* innerhalb geschlossener Gruppen, aus denen bei intaktem sozialem Zusammenhang eine soziale Ordnung resultiert. Aspekte dieser Ordnung werden mit den Begriffen „Rangordnung“, „Führungsordnung“, „Privilegienordnung“ besonders hervorgehoben.

3. *Aufspaltungskämpfe* liegen vor, wenn in bisher geschlossenen Gruppen Einordnung nicht mehr zustandekommt, die positive soziale Beziehung erlischt und Intoleranz im Sinne von 1. sich manifestiert.

4. *Rivalenkämpfe der Männchen um Sexualprivilegien* sind bei Säugern, die offene Verbände bilden, in zwei Hauptvarianten zu beobachten:

a) als Kampf um Besitz von Brunftterritorien.

b) als Kampf um die Spitzenposition in einer Männchen-Rangordnung.

Zwischen diesen Haupttypen existieren mancherlei Uebergangsformen; auf diese sei aber hier nicht eingegangen. Lässt sich nun das Kampfverhalten der Beuteltiere diesen Hauptkategorien zuordnen? Dieser Frage wurde für das Graue Riesenkänguruh im Rahmen einer Studie des Verhaltens dieser Art in den Zoologischen Gärten von Basel, Whipsnade und gelegentlich auch Zürich Beachtung geschenkt.

TRÄGER DES KAMPFVERHALTENS BEIM GRAUEN RIESENKÄNGURUH UND HAUPTTYPEN DES KAMPFES

Kampf tritt nur unter männlichen Tieren auf. Weibchen zeigen in bestimmten Situationen kurzdauerndes und wenig intensives Drohen, das je nach Situation aggressiven oder defensiven Charakter aufweist. Innerhalb des Kampfverhaltens der Männchen lassen sich 2 Haupttypen nach der Motivation unterscheiden:

1. Kämpferischer Einsatz um Sexualprivilegien, vor allem um das Monopol sexuell orientierten Kontaktes mit einem brünftigen Weibchen.

2. Kämpferische Auseinandersetzungen, die sich spontan und nicht in der Konkurrenz um ein Privileg ergeben.

Beide Kampftypen seien im folgenden kurz dargestellt.

1. *Kampf um Sexualprivilegien*

Die Kämpfe, soweit sie in einer Zoo-Gruppe oder lokalen Population stattfinden, zeigen, dass zwischen den Männchen eine Rangordnung besteht. In Gegenwart eines brünftigen Weibchens setzt der ranghöchste Bock sein Privileg durch, indem er gegen jeden inferioreren vorgeht, der Kontakt mit dem Weibchen

aufzunehmen versucht. Er nähert sich dem letzteren auf allen Vieren, erhebt sich vor ihm auf Füße und Schwanz, greift ihn mit Armstossen und Schlagen mit den Füßen an, wobei der Körper ganz vom Schwanz gestützt wird. Anfänglich erhebt sich der Angegriffene meist auch und weicht in dieser Haltung zurück; früher oder später wendet er sich ab und hüpfte eine kleine Strecke weg. Das beendet die Auseinandersetzung, und der dominante Bock kehrt zum Weibchen zurück. Der inferiore dagegen hält sich oft für die ganze Dauer der Brunft abseits vom Paar.

Es lässt sich denken, dass im Freileben bei einem brünftigen Weibchen sich Böcke einfänden, die sich nicht kennen bzw. nicht in geklärter Rangbeziehung stehen. Eine derartige, künstlich geschaffene Situation wurde am 25.8.70 im Zürcher Zoo beobachtet.

Mit der eingesessenen Gruppe von 8 adulten Tieren, 3 Männchen und 5 Weibchen, wurden zwei noch unausgewachsene Tiere, ein Bock und ein Weibchen, vereinigt. Eines der adulten Weibchen war brünftig und wurde vom dominanten Bock überwacht; die beiden andern adulten Böcke hielten Distanz vom Paar. Der zugesetzte Bock explorierte die Anlage, kam in die Nähe des brünftigen Weibchens und wurde hier offenbar geruchlich stimuliert. Er näherte sich dem Weibchen vollends und setzte zu genitalem Beriechen an. Da fuhr der grosse Bock von hinten auf ihn los, packte ihn blitzschnell mit einem Arm um den Hals, dem andern unter der Achsel durch um die Brust und riss ihn an und unter sich. Der kleinere verlor den Stand und hing ohne Abwehr und ohne Strampeln im doppelten Griff des grossen. Nach etwa 30 Sekunden schritt der Wärter ein. Sowie der grosse Bock den kleinen freigab, raffte dieser sich auf und flüchtete ans andere Ende der Anlage.

Der Angriff des grossen Bockes hat offenbar sofort zu ranglicher Entscheidung geführt. Die Statik der Szene war vermutlich eine Folge der völligen Passivität des Angegriffenen. Man darf annehmen, dass bei annähernder Ebenbürtigkeit der Rivalen in solcher Konkurrenzsituation dynamischere Kampfszenen vorkommen und der Rangentscheid sich nicht sofort einstellt.

2. Spontane Kämpfe

Zwischen Böcken derselben Zoo-Anlage bildet sich die Rangordnung normalerweise nicht erst im Kampf um Sexualprivilegien, sondern in den täglich mehrmals spontan auftretenden Kämpfen. Diese halten sich nach Motivation und Verlauf im Bereich zwischen Spiel- und Turnierkampf; d.h. sie sind ritualisierte Kommentkämpfe.

Derartige Kämpfe treten z.Zt. im Basler Zoo häufig auf zwischen zwei geschlechtsreifen jungen Böcken, dem dreijährigen A und dem etwas über zweijährigen B. A ist B in Grösse und Stärke überlegen. Der Kampf zeigt im allgemeinen folgende Phasen: A nähert sich auf allen Vieren B frontal bis auf etwa

50 cm von Kopf zu Kopf. Dann erhebt er sich auf Hinterfüsse und Schwanz. Das ist der Antrag zum Turnier. B erhebt sich zur selben Stellung und nimmt so den Antrag an. Beide haben damit Ausgangsstellung bezogen: Sie stehen auf dem distalen Drittel des Schwanzes und auf den Zehen; die Mittelfüsse sind mit den Fersen vom Boden leicht abgehoben; die Arme hängen, die bekrallten Finger sind gespreizt; die Köpfe mit zurückgelegten Ohren etwas nach unten gerichtet und zwar ausgeprägter beim grösseren A.

Nach einigen Sekunden beginnt eine Stoss- und Schlagphase: Die Gegner rücken näher aneinander und richten sich höher auf, indem sie die Fersen stärker heben und sich nur noch auf das Schwanzende stützen. Dann stösst jeder mit offenen Händen gegen Brust und Hals des andern und stellt sich phasenweise ganz auf den Schwanz und schlägt mit beiden Füssen gleichzeitig gegen Beine und Abdomen des Gegners. Den Handstössen wird durch Zurückbeugen von Hals und Kopf ausgewichen; die Schläge mit den Füssen werden durch Gegenschläge pariert.

Derartige Kampfphasen werden dadurch abgebrochen, dass sich ein Tier, meist B, auf die Fersen niederlässt und den Vorderkörper in annähernd waagrechte Haltung senkt. Darauf nimmt A meist dieselbe Haltung an, er kann aber auch in Antrags-Stellung verharren. Der Kampf wird erst wieder aufgenommen, wenn Antrag und Annahme wieder erfolgt sind. An diesem Turnierkampf manifestiert sich das Rangverhältnis folgendermassen:

Der Antrag geht meist von A aus. Während der Stoss- und Schlagphasen drängt A den B etwas zurück. B leitet meist die Pausen ein. In den Pausen kommt es oft zu einem bisher noch nicht erwähnten ranglich differenzierten Zeremoniell: B hüpfte weg, A folgt ihm hüpfend; B hält auf allen Vieren still, und A reitet ohne Erektion auf. Darauf dreht sich B A zu und richtet sich auf, und es folgt eine neue Kampfphase. Nach 5—10 Minuten wird ein Turnier abgebrochen, und die Tiere wenden sich einzeln andern Tätigkeiten zu.

SCHLUSSBEMERKUNGEN

Das Kampfverhalten der Männchen des Grauen Riesenkänguruhs führt zur Bildung einer Rangordnung und zur Selektion der dominanten Männchen für die Fortpflanzung. Es gehört somit zum Haupttypus 4 b) gemäss Einleitung.

Dieser Typus ist in Grundzügen auch bei einer grossen Zahl von Paarhufern zu finden, die in relativ offenem Gelände und in offenen Gesellschaften leben (z.B. Steinbock, Wildschafe, verschiedene Rinder-, Antilopen- und Hirscharten, Giraffe). Die Auffassung, dass die grossen Känguruharten eine Parallele in oekologischer Hinsicht zu den Huftieren im Bereich der Marsupialia darstellen, lässt sich auch auf den soziologischen Bereich erweitern.

LITERATUR

- FRITH, H. J. and J. H. CALABY. 1969. *Kangaroos*. London and New York.
HEDIGER, H. 1958. *Verhalten der Beuteltiere*. Handb. Zool. 8, 10 (9); 1—28.
VESELOVSKY, Z. 1969. *Beitrag zur Kenntnis des Fortpflanzungsverhaltens der Känguruhs*. Zool. Garten, NF. B.37, 1/3; 93—107.

Anschrift der Verfasser: V. Germann-Meyer, cand. phil. Zoolog. Anstalt der Universität Basel, Rheinsprung 9, 4000 Basel.
Rudolf Schenkel, Prof. Dr., Zoolog. Anstalt der Universität Basel, Rheinsprung 9, 4000 Basel.

Nº 60. **F. Römer.** —Flugtöne der Weibchen und Locktöne für Männchen von *Chironomus plumosus* L. beim Schwärmen. (Mit 4 Textabbildungen und 2 Tabellen)

Zoologisches Institut der Universität Bern
Abteilung für Genetik und für Biologie der Wirbellosen.

Aus früheren Untersuchungen (RÖMER und ROSIN, 1969) geht hervor, dass die Weibchen von *Ch. plumosus* die Männchen beim Schwärmen sehr wahrscheinlich durch ihren Flugton zur Kopulation anlocken. Es hatte sich nämlich gezeigt, dass die attraktivsten Tonhöhen für die Männchen im Mittel fast mit den Flugtonhöhen der Weibchen übereinstimmen und dass für beide Tonhöhen die gleiche Temperaturabhängigkeit gilt. Dabei sind die Flugtöne der Weibchen an befestigten Tieren im Labor bestimmt worden. Eine Verbesserung der Methode durch die Aufnahme von Flugtönen frei schwärmender Mücken führte aber nicht zum erwarteten Nachweis der Uebereinstimmung der beiden Tonhöhen. Vielmehr ergab sich nun, dass der Flugton freifliegender Weibchen im Mittel etwa einen Ganztonschritt über der Tonhöhe mit maximal anziehender Wirkung auf die Männchen liegt (RÖMER, 1970). In der vorliegenden Arbeit soll diese Diskrepanz der beiden Tonhöhen überprüft werden. Dies erweist sich als notwendig, denn einerseits ist bei schwärmenden Weibchen die temperaturunabhängige Variabilität der Flugtonhöhen beträchtlich (RÖMER, 1970: S. 609 und Abb. 3 rechts), andererseits stellt sich die Frage, ob die Männchen wirklich nur von Tönen innerhalb eines relativ engen Frequenzbereiches angelockt werden, wie dies bisher, gestützt

auf frühere Versuche mit einem kleinen Männchenschwarm (RÖMER und ROSIN, 1969: Abb. 2 a), angenommen worden ist. Um nachzuprüfen, wie weit sich die beiden Frequenzbereiche überschneiden, ist nun das Frequenzintervall mit Lockwirkung auf die schwärmenden Männchen mit der Lage und Streuung der Flugtonhöhen von Weibchen verglichen worden, die gleichzeitig im Schwarm vorhanden sind. Bisher standen zum Vergleich der beiden Tönhöhen bloss Durchschnittswerte aus einem Material zur Verfügung, das nicht ohne Einschränkung verglichen werden kann: Die Locktonversuche mit schwärmenden Männchen stammten nämlich von verschiedenen Tagen aus den Jahren 1967 und 1968 und die Flugtöne frei fliegender Mücken sind im Laufe der Schwarm-saison 1969 aufgenommen worden. Der unregelmässige Verlauf der mittleren Flugtonhöhen in Abhängigkeit von der Lufttemperatur (RÖMER, 1970: Abb. 3 a, 3 c und S. 609) und die relativ breite Streuung der attraktivsten Tönhöhe für die Männchen (RÖMER und ROSIN, 1969: Abb. 2 b) lassen aber vermuten, dass ausser der Lufttemperatur noch andere variable Faktoren die beiden Tönhöhen beeinflussen könnten. Es stellt sich die Frage, ob die bisher nachgewiesene Nicht-übereinstimmung der beiden Tönhöhen in einem einheitlichen Material dahinfällt oder ob beim Schwärmen wirklich eine Diskrepanz zwischen weiblichem Flugton und der Tönhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen besteht. Nach mehreren Versuchen im Frühjahr 1970 ist es schliesslich gelungen, das Schwärmen an einem besonders günstigen Tag (6.6.70) mit verschiedenen Methoden vom Anfang bis zum Ende durchgehend zu verfolgen und die Flugtöne der Weibchen mit den attraktivsten Locktönen für die Männchen gleichzeitig zu erfassen. Dieses bessere Verfahren ist schon früher postuliert worden. Es stellte sich damals die Frage, ob es mindestens zeitweise im Schwarm zu einer Anhäufung von jungen Weibchen komme, deren Flugton nachgewiesenermassen höher und damit von der attraktivsten Tönhöhe für die Männchen weiter entfernt liegt als der von älteren Weibchen (RÖMER, 1970: S. 610 f. und S. 614).

Aus diesen Gründen sind Weibchen zur Bestimmung der Alterszusammensetzung im Schwarm eingefangen worden und es wird untersucht, ob Männchen die älteren Weibchen bevorzugt zur Kopulation anfliegen.

Ausserdem wird anhand von Oszillogrammen gezeigt, dass sich Flugton und künstlicher Lockton im Klang unterscheiden und es wird dargelegt, warum der Tonklang für die Anlockung der Männchen keine Rolle spielt.

Herrn Prof. S. Rosin, Zoologisches Institut der Universität Bern, möchte ich für seine vielen Anregungen und für seine unentbehrliche Hilfe bei der statistischen Auswertung des Zahlenmaterials meinen besten Dank aussprechen. Der Leitung des Forschungslaboratoriums der Generaldirektion der PTT in Bern danke ich für die Ueberlassung des schalltoten Raumes, den Herren H. Kohler, G. Werner und A. Meier für die Ueberprüfung verschiedener Geräte und ihre Hilfe bei der Herstellung der Oszillogramme. Herrn Dr. A. Marek, Brown Boveri Research Center Dättwil bei Baden, danke ich für seine Fourier- Analyse.

MATERIAL UND METHODE

Die Lockwirkung verschiedener Tonhöhen auf die schwärmenden Männchen

Den über einer optischen Marke (Abb. 1 a) schwärmenden Männchen werden durch einen Lautsprecher im Aufprallpolyeder (Abb. 1 b) Serien von Locktönen vorgespielt, die je um 15 Hertz differieren und im Frequenzbereich von 90 Hz—345 Hz liegen. Die Tonfolgen werden in Form von alternierend aufsteigenden und fallenden Tonserien geboten. Ein Ton dauert 10 Sekunden und wird vom nächsten durch eine Pause von 5 Sekunden getrennt. Diese Zeitspannen genügen den Männchen, um bei Frequenzen mit Lockwirkung aus dem Schwarm über der optischen Marke zum Polyeder herunter zu fliegen, auf die Plastikfolie aufzuprallen und in der Pause wieder in den Schwarm zurückzukehren.

Weil die Aufprallhäufigkeit ebenfalls von der Lautstärke abhängig ist, sind die vom Tonbandgerät (Abb. 1 d) wiedergegebenen Locktöne im schalltoten Raum unter Berücksichtigung der Resonanzeigenschaften der Versuchsapparatur, insbesondere des Wiedergabelautsprechers, auf gleiche Lautstärken ausreguliert worden. Die Frequenz der Locktöne wurde mit einem Hewlett hp Packard Electronic Counter, USA, bestimmt.

Zur Ueberprüfung der Laufgeschwindigkeiten der drei benützten Tonbandgeräte wurde alle 10 Minuten, nach jeder zweiten Tonserie, ein ebenfalls vom Locktonband wiedergegebenes Stimmgabelsignal mit der Tonhöhe der angeschlagenen Stimmgabel verglichen.

Die über ein ebenfalls im Aufprallpolyeder eingebautes Mikrophon zusammen mit den abgespielten Locktönen auf Tonband festgehaltenen Aufprallgeräusche der einzelnen Männchen werden bei verlangsamer Bandgeschwindigkeit gezählt und als Mass für die Lockwirkung der betreffenden Tonhöhe auf die Männchen verwendet. Die morphologisch leicht unterscheidbaren Weibchen reagieren nicht auf Töne (RÖMER und ROSIN, 1969: S. 737 und RÖMER, 1970: S. 606). Am 6.6.1970 schwärmten die Mücken während längerer Zeit. Insgesamt konnten an diesem Tag 60 Locktonserien zu fünf Minuten vorgespielt und ausgewertet werden (Tab. 1).

Flugtonaufnahmen

Zusätzlich zur früher beschriebenen Methode ist eine relativ kleine, horizontal und vertikal versetzbare optische Marke aus weissem Kunststoff verwendet worden, mit deren Hilfe der Schwarm zu dem bis 5 m über dem Boden entfernten Mikrophon gebracht werden kann (Abb. 1 a und c). So ist es gelungen, sehr viele, einzelne Flugtöne aufzunehmen. Auf diesem Tonband sind ausser einzelnen Flugtönen nahe am Mikrophon vorbeifliegender Mücken auch der Summton des ganzen Schwarms, sowie die leise vorgespielten Locktöne



Abb. 1.

Apparatur für die akustischen Untersuchungen an Schwärmen von *Ch. plumosus*.

- a) Optische Marke, über der sich jeweils der Schwarm bildet. b) Aufprallschirm mit eingebautem Lautsprecher, über den die Locktonserien vorgespielt werden. Ueber ein Mikrophon mit Kugelcharakteristik im Zentrum des Polyeders werden die durch heranfliegende Männchen verursachten Aufprallgeräusche auf Tonband aufgenommen. c) Transistor-Kondensator-Mikrophon für die Flugtonaufnahmen. d) Tonbandgerät zur Wiedergabe der Locktonserien. e) Tonbandgerät zur Aufnahme der Aufprallgeräusche. f) Tonbandgerät zur Flugtonaufnahme. g) Kopfhörer zu Kontrollzwecken. h) Die eingefangenen Mücken werden sofort in Alkohol fixiert. i) Thermo-Hygrograph. k) Luxmeter.

aus dem Lautsprecher festgehalten. Es werden nur die während der Locktonpausen aufgenommenen Einzelflugtöne ausgewertet, insgesamt über 4000 (Abb. 3 und Tab. 1).

Beim Schwärmen fliegen die Männchen ziemlich regelmässig, etwa einmal pro Sekunde seitlich oder schräg vorwärts hin und her. Bei bestimmten, vorgespielten Tonhöhen geht jedoch diese Flugform in eine Art Suchflug über, wobei die Männchen mit grösserer Fluggeschwindigkeit unter ständigem Richtungswechsel auf kleinem Raum vorwärts oder mehr kreisend fliegen. Ein kleiner Teil der Männchen stürzt sich zielgerichtet gegen den Lautsprecher; möglicherweise handelt es sich um diejenigen Tiere, welche beim Ertönen des Locktones zufällig in der Richtung mit zunehmender Lautstärke fliegen. Dieser Suchflug ist verbunden mit einer Erhöhung des Flugtones. Bei Locktönen, welche Aufprälle ergeben, erhöht sich der Summton des ganzen Männchenschwarms. Es ist leicht, diese Differenz in der Tonhöhe festzustellen, jedoch schwierig, einen bestimmten Frequenzwert als Schwarmtonhöhe zu definieren, weil der Summton des ganzen Schwarmes sich aus sehr vielen Einzeltönen zusammensetzt, deren Grundfrequenz aber beträchtlich variiert. Die mit dem Einsetzen eines wirksamen Locktones gut feststellbare Erhöhung des Schwarmsummtones zeigt aber, dass mehr Männchen auf bestimmte Tonhöhen reagieren, als dies durch Aufprälle zum Ausdruck kommt. Der Umstand, dass nur wenige Männchen zum Aufprallschirm herunterfliegen, ist aber insofern günstig, als der Schwarm in seiner Zusammensetzung trotz der vorgespielten Locktöne nicht wesentlich gestört wird.

Bei beträchtlicher Lautstärke ergeben Locktöne von 90 Hz—120 Hz, d. h. solche vom Bereich der unteren Oktave zum Frequenzintervall mit Lockwirkung, ebenfalls Aufprälle. Auch diese Tonhöhen bewirken dann eine Erhöhung des Summtones des ganzen Schwarms. Diese Beobachtungen sprechen dafür, dass die Männchen wie bei *Culiciden* (KEPPLER, 1958) die Töne über Resonanzschwingungen ihrer Antennen wahrnehmen.

Die Reaktionsbreite des Einzeltieres ist mit dieser Methode schwer zu erfassen. Wenn viele Mücken schwärmen, ist die dauernde Beobachtung eines Einzeltieres nicht möglich. Nur bei zwei einzeln schwärmenden Männchen konnte deren Verhalten beim Vorspielen einer ganzen Locktonserie verfolgt werden; beide reagierten nur bei zwei um 15 Hertz auseinanderliegenden Tonhöhen mit dem charakteristischen Suchflug. Die individuelle Locktonbreite ist also möglicherweise sehr klein.

Vergleich von Lockton und Flugton im Oszillogramm

Zur Anlockung der schwärmenden Männchen sind diesen nicht auf Band aufgenommene Weibchenflugtöne vorgespielt worden, sondern solche von einem Tongenerator. Daher sollen die beiden Töne kurz miteinander verglichen werden. Beim künstlichen Lockton handelt es sich um eine einfache Sinusschwingung. Die von der fliegenden Mücke erzeugte periodische Luftschwingung zeigt dagegen einen komplizierteren Verlauf (Abb. 2). Der Klangunterschied der beiden Töne ist gut hörbar, doch können wir akustisch kaum Klangunterschiede der Flugtöne verschiedener Tiere wahrnehmen. Der Vergleich der Flugtonoszillogramme von je zwei Weibchen und zwei Männchen sowie verschiedene Aufnahmen vom

P) Versuchsperiode 1—15 zu je 20 Minuten (inner 4 Versuchsreihen zusammengefasst).- $\bar{v} L$) Tonhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen (Mittelwert).- d_1) Differenz zwischen $\bar{v} L$ und $\bar{v} \bar{q}$.- $\bar{v} \bar{q}$) Mittlere Flugtonhöhe der Weibchen.- d_2) Differenz zwischen $\bar{v} \bar{q}$ und $\frac{1}{2} \bar{v} \delta$.- $\frac{1}{2} \bar{v} \delta$) Die halbe Flugfrequenz der Männchen (Mittelwert).- L) Locktonversuche. Zahl der durch Männchen verursachten Aufprälle während 4 Versuchsreihen.- F) Flugtonaufnahmen. Zahl der registrierten Einzelflugtöne von beiden Geschlechtern während der Tonpausen von 4 Locktonversuchen.- G) Mit einem Netzzug gefangene Tiere.- AS 1) Altersstufe 1 (junge Weibchen).- AS 2) Altersstufe 2 (alte Weibchen).

Zeit		Temp. °C	Frequenzen in Hz					Zahl registrierter Tiere					Anteil \bar{q}		Alter der \bar{q}		
MEZ	P		$\bar{v} L$	d_1	$\bar{v} \bar{q}$	d_2	$\frac{1}{2} \bar{v} \delta$	L N δ	F N δ	F N \bar{q}	G N δ	G N \bar{q}	F %	G %	AS 2 N \bar{q}	AS 1 N \bar{q}	AS 1 %
15.37	0	20.9						0	0	0							
15.57	1	19.3	258				248	35	5	0							
16.17	2	18.5	245	27	272	11	261	36	8	45				85			
16.37	3	18.4	242	28	270	6	264	45	33	99	3	20	75	87	6	14	70
16.57	4	17.9	250	23	273	8	265	12	25	262	6	27	91	82	6	21	78
17.17	5	17.8	224	48	272	8	264	30	24	223	0	32	90	100	6	26	81
17.37	6	17.7	249	19	268	-4	272	58	49	118	7	73	71	91	13	37	74
17.57	7	17.4	238	30	268	3	265	39	51	172	3	106	77	97	9	41	82
18.17	8	17.2	241	28	269	5	264	81	83	236	3	107	74	97	13	37	74
18.37	9	16.9	234	33	267	5	262	345	147	224			60				
18.57	10	16.4	233	29	262	3	259	1476	317	197	115	102	38	47	16	34	68
19.17	11	16.4	240	18	258	3	255	2322	373	143	226	25	28	10	5	20	80
19.37	12	15.9	234	17	251	1	250	1893	415	81	714	45	16	6	2	42	95
19.57	13	15.8	240	10	250	-2	252	2085	346	23			6				
20.17	14	15.8	248	-7	241	-12	253	1786	464	33	940	4	7	0	1	3	75
20.37	15	15.5	232	15	247	2	245	246	84	59			41				
20.57											3	26		90	6	14	70

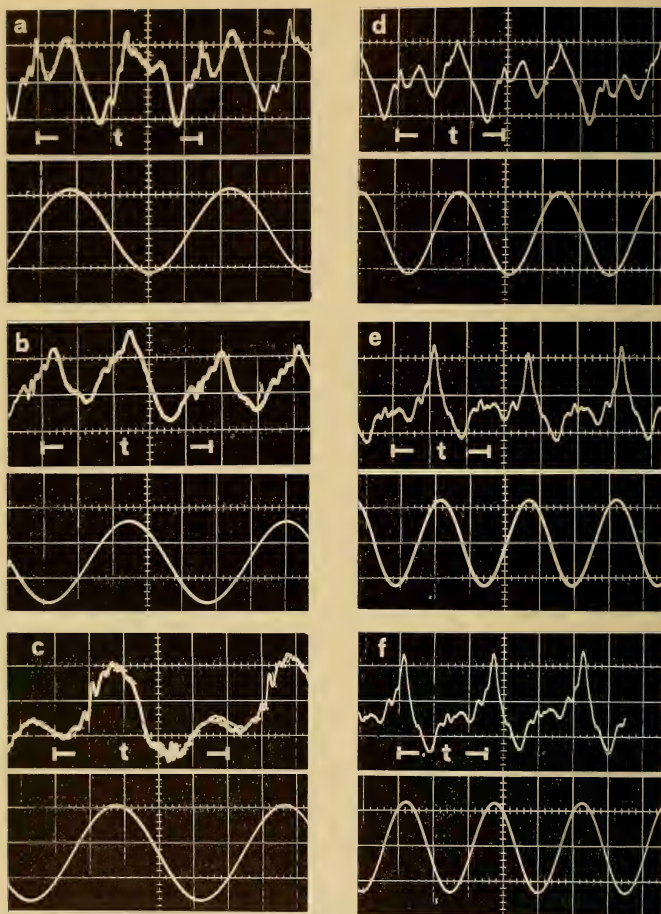


ABB. 2.

Oszillogramm der Flugtöne von zwei Weibchen und zwei Männchen. (Flugtonaufnahmen im Labor; Vergl. RÖMER, 1970, S.606 und Abb. 2.) t = Schwingungsperiode; eine Quadratseite horizontal des Rasternetzes entspricht einer Millisekunde).

- | | |
|----------------------|----------------------|
| a) ♀ No. 1. (222 Hz) | d) ♂ No. 1. (345 Hz) |
| b) ♀ No. 2. (213 Hz) | e) ♂ No. 2. (348 Hz) |
| c) ♀ No. 2. (200 Hz) | f) ♂ No. 2. (400 Hz) |

Unter jedem Flugton ist die sinusförmige (harmonische) Generatorschwingung gleicher Frequenz (Tonhöhe) dargestellt; solche Töne sind zur Anlockung der schwärmenden Männchen verwendet worden. Die Amplitude (Tonstärke) ist für alle Aufnahmen etwa gleich gross gewählt worden.

gleichen Tier lassen jedoch vermuten, dass die Klangfarbe nicht nur von Tier zu Tier, sondern auch ständig, mit der jeweiligen Flugform, variieren könnte. Der Flugton beider Geschlechter hat jedoch je eine charakteristische Grundfrequenz (Tonhöhe).

Ausser sinusförmigen Schwingungen sind zur Anlockung der Männchen versuchsweise auch rechteckige Schwingungen, Violintöne, Blockflötentöne und die menschliche Stimme verwendet worden, wobei sich gezeigt hat, dass die Grundfrequenz mit maximaler Lockwirkung gleich bleibt. Dies spricht dafür, dass die Klangfarbe, welche sich aus der Mischung des Grundtones mit der Zahl, Frequenz und Intensität ebenfalls vorhandener Obertöne ergibt, offenbar bedeutungslos ist.

Trotzdem ist die Tatsache merkwürdig, dass gemäss der durchgeführten Fourier-Analyse der Kurve Abbildung 3a die Intensität der zweiten harmonischen Schwingung bedeutend grösser ist als die Grundfrequenz. Diese Schwingung fällt in den Bereich der Flugtonhöhe schwärmender Männchen und könnte bei der Lockwirkung eine Bedeutung haben (Vergl. RÖMER, 1970: S. 607).

SCHWARMGRÖSSE UND GESCHLECHTERZUSAMMENSETZUNG

Es haben sich drei verschiedene Möglichkeiten ergeben, ein Mass für die während der Dämmerung optisch schwer fassbare Grösse des Schwarmes zu erhalten (Tab. 1):

1. Die Zahl der registrierten Flugtöne pro Aufnahmeperiode. Diese variiert mit der Schwarmgrösse, denn der grosse Schwarm ist dicht, der kleine Schwarm locker. Die Dichte erreicht aber bald eine obere Grenze (Vergl. RÖMER und ROSIN, 1969, Abb. 1). Man kann dann sogar zahlreiche Zusammenstösse beobachten. Eine weitere Zunahme der schwärmenden Mücken kann sich jetzt nur noch als Volumenzunahme des Schwarmes manifestieren und wirkt sich auf die Zahl der am Mikrophon vorbeifliegenden Mücken kaum mehr aus. Bei grossen Schwärmen fallen durch die registrierten Flugtöne die Zahlen relativ zu klein aus.

2. Ein besseres Bild über die Veränderungen der Schwarmgrösse ergeben die entsprechenden Aufprallhäufigkeiten. Mit dem Lockton kann ein wesentlich grösserer Teil des Schwarmes erfasst werden als mit dem Mikrophon für Flugtonaufnahmen (Vergl. Tab. 1: F/N♂ und L/N♂. Allerdings handelt es sich hier nur um die Männchen, weil die Weibchen nicht auf Töne reagieren. Der Anteil der Geschlechter lässt sich aber aufgrund der Flugtonaufnahmen ermitteln, da die Flugtöne von Männchen und Weibchen etwa eine Oktave auseinanderliegen (Abb. 3; Tab. 1: $\sqrt{2}\bar{\varphi}$ und $\frac{1}{2}\bar{\varphi}$; RÖMER, 1970: S. 607 ff und Abb. 3 rechts). Die Zahl der Weibchen, welche der Zahl der angelockten Männchen entspricht,

konnte somit aus dem prozentualen Weibchenanteil und der Aufprallzahl (Tab. 1: F % und $L/N_{\text{♂}}$) berechnet werden.

3. Ausserdem sind alle 20—25 Minuten Netzfänge gemacht worden (Tab. 1: G), ausgenommen zu Beginn der Schwarmzeit, um das Schwärmen nicht zu beeinträchtigen. Die Zahl der mit einem Netzzug eingefangenen Mücken schwankt zwischen 20 und 1000, je nach Schwarmgrösse.

Das Alter der Weibchen

Das physiologische Alter der Weibchen (Tab. 1) ist anhand ihrer Eireifungsphase bestimmt und es sind wiederum zwei gut voneinander abgrenzbare Altersgruppen unterschieden worden (FISCHER, 1969 und RÖMER, 1970: S. 610 f.).

VERGLEICH ZWISCHEN DEN TONHÖHEN MIT LOCKWIRKUNG AUF DIE MÄNNCHEN UND DEN FLUGTONHÖHEN DER WEIBCHEN

Abbildung 3 zeigt die Häufigkeit der durch schwärmende Männchen verursachten Aufprälle bei verschiedenen Locktonfrequenzen, sowie die Verteilung der Flugfrequenzen gleichzeitig schwärmender Weibchen. Der Uebersichtlichkeit wegen ist für die Ordinate ein die Kurven stark abflachender Abbildungsmaassstab verwendet worden ($\frac{1}{2}\sqrt{N_F}$ und $3/10\sqrt{N_L}$). Um lärm- und windbedingte Störungen etwas auszugleichen, sind immer 8 aufeinanderfolgende Versuchsserien zusammengefasst worden. Ausserdem sind die entsprechenden Mittelwerte dargestellt.

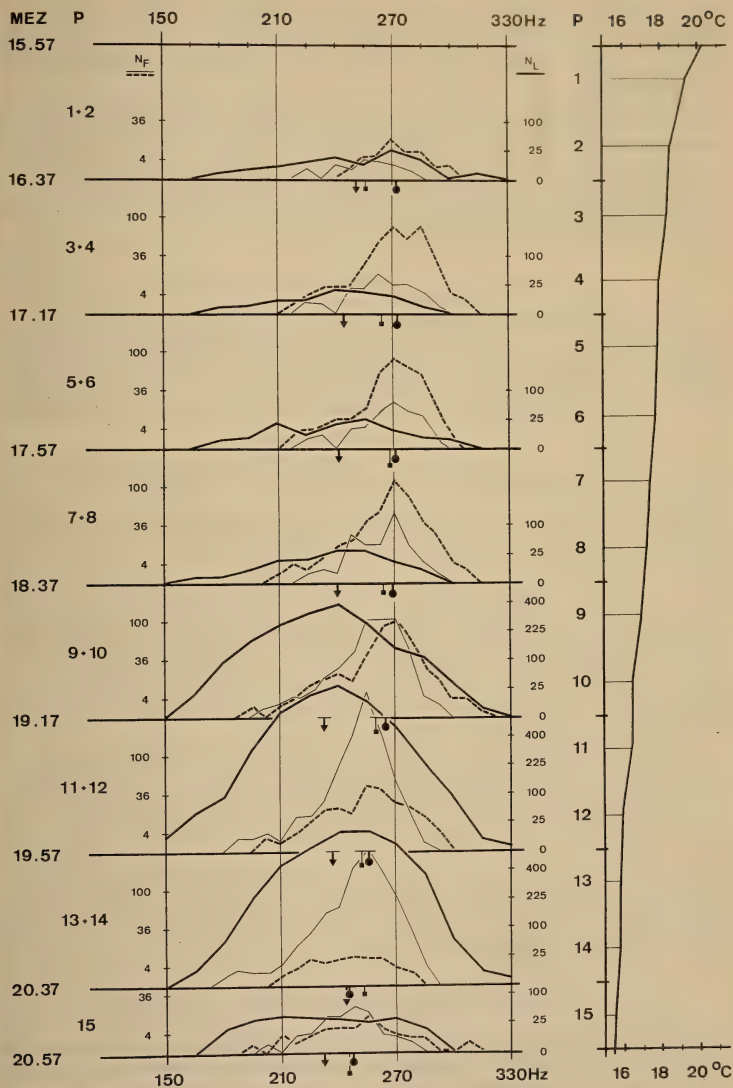
Der Vergleich der erhaltenen Kurven und der entsprechenden Mittelwerte über die ganze, in 8 Aufnahmeperioden unterteilte Schwarmzeit zeigt, dass im Mittel die Männchen von etwas tieferen Tönen angelockt werden, als sie die Weibchen im Schwarm erzeugen. Diese schon früher festgestellte Diskrepanz (RÖMER, 1970: mittlere Diskrepanz 19 Hz) beträgt im Mittel 23 Hz und hat sich

ABB. 3.

Tonhöhen mit Lockwirkung auf die Männchen und die Flugtonhöhen beider Geschlechter während des Schwärmens am 6. Juni 1970. Links:

Abszisse: Frequenz der Flugtöne bzw. Locktöne in Hertz.- Ordinaten: MEZ) mitteleuropäische Zeit. P) Versuchsperiode 1—15; mit Ausnahme der letzten sind immer zwei Versuchsperioden (8 Versuchsserien zu 5 Minuten, zusammengefasst. N_F) Zahl der registrierten Weibchen- bzw. Männchenflugtöne. N_L) Aufprallhäufigkeit.- Gestrichelte, dicke Kurve: Häufigkeitsverteilung der Flugfrequenzen der Weibchen (Stufen von 7,5 Hz).- Hängender Kreis: Mittlere, weibliche Flugfrequenz.- Ausgezogene, dünne Kurve: Häufigkeitsverteilung der halben Flugfrequenzen der Männchen.- Hängendes Viereck: Mittlere, halbe Flugfrequenz der Männchen.- Ausgezogene, dicke Kurve: Zahl der aufprallenden Männchen bei den verschiedenen Locktonfrequenzen (Stufen von 15 Hz).- Hängendes Dreieck: Mittlere Tonhöhe mit Lockwirkung. Rechts:

Die Lufttemperatur im Verlaufe der Schwarmzeit (Mittel von vier Messungen pro Versuchsperiode).



somit bestätigt. Zu beachten ist aber, dass die Differenz zwischen den beiden Tonhöhen im Verlaufe der Schwarmzeit deutlich kleiner wird (Tab. 1 und Abb. 4: d_1). Diese Abnahme ist mit $P < 5\%$ schwach gesichert (Spaermannscher Korrelationstest).

Die Differenz ist für die ersten zwei Drittel der Schwarmzeit ($P\ 2$ — $P\ 10$) mit durchschnittlich 29 Hertz beachtlich. Im letzten Drittel ($P\ 11$ — $P\ 15$) beträgt sie durchschnittlich nur 11 Hertz. Es stellt sich nun die Frage, ob die Abnahme der Diskrepanz im Laufe des Abends im Zusammenhang mit der Schwarmgrösse und mit dem Geschlechterverhältnis im Schwarm steht.

SCHWARMGRÖSSE UND SCHWARMZUSAMMENSETZUNG

Am 6. Juni 1970 ist es gelungen, einen grossen Schwarm vom Beginn des Schwärmens an während über 5 Stunden bis zum Verschwinden der letzten Tiere mit den verschiedenen Methoden ohne besondere Störungen zu verfolgen. Das Zu- und Abnehmen der Schwarmgrösse und die Anteile der Geschlechter sollen nun erörtert werden (Tab. 1 und Abb. 3 und 4):

Am späteren Nachmittag und bis gegen Abend besteht der relativ kleine Schwarm vor allem aus Weibchen (Abb. 4 und Tab. 1: 16.17–18.37; $P\ 2$ — $P\ 8$). Mit dem Einbruch der Dämmerung wächst ein Abendschwarm bis zur mehr als zehnfachen Grösse des Nachmittagsschwarms heran. Dabei verschiebt sich das Geschlechterverhältnis rasch zu Gunsten der Männchen, sodass schon zur Zeit der Maximalgrösse um 19.30 Uhr die Männchen mindestens 2—3 mal häufiger sind als die Weibchen. Währenddem die Zahl der Männchen bis zum Einbruch der Dunkelheit noch eine Stunde etwa gleich bleibt, geht die Zahl der Weibchen schnell auf die Grösse des Nachmittagsschwarmes zurück, sodass während der zweiten Hälfte des Abendschwärmens der Schwarm fast ausschliesslich aus Männchen besteht.

Es ist nun auffällig, dass die im vorigen Abschnitt geschilderte Diskrepanz zwischen der Tonhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen und der Flugtonhöhe der Weibchen gerade in der zweiten Hälfte des Abendschwarmes, also beim starken Ueberwiegen der Männchen, am kleinsten wird. Die Diskrepanz dieser Töne und das Geschlechterverhältnis im Schwarm zeigen denn auch eine gesicherte Korrelation (Spaermannscher Korrelationstest: Korrelation zwischen d_1 und $\% \text{♀F}$; $P < 5\%$. Korrelation zwischen d_1 und $\% \text{♀G}$ gut gesichert; $P < 1\%$). Diese Beziehung soll später diskutiert werden.

VERGLEICH DER FLUGTONHÖHEN VON WEIBCHEN UND MÄNNCHEN

Die Flugtonaufnahmen während der Locktonpausen ergaben am 6.6.70 neben 1915 Flugtönen 2424 auswertbare Flugtöne von Männchen. Die Geschlechtszuordnung bietet keinerlei Schwierigkeiten, da die Tonhöhen klar getrennte Verteilungen ergeben.

Um die Flugtonhöhen beider Geschlechter besser miteinander vergleichen zu können, ist in Abbildung 3 die *halbe* Frequenz, also die untere Oktave des Männchenflutons dargestellt.

Währenddem die Mittelwerte der Weibchenflutöne (Abb. 3: Kreise) mit fortschreitender Zeit wohl hauptsächlich durch die fallende Temperatur bedingt erwartungsgemäss fast kontinuierlich sinken (Vergl. RÖMER, 1970: Abb. 3 links und S. 609), steigt die Flugtonhöhe der Männchen (Abb. 3: Vierecke) im kleinen Vorschwarm zunächst an und fällt erst im Hauptschwarm parallel zum weiblichen Flugton ab.

Mit Ausnahme der Anfangsperiode liegen die Flugtöne der Männchen auffallend nahe bei der Oktave der Flugtöne der Weibchen, meistens wenig darunter (Tab. 1: d_2 ; $\bar{v} \text{ ♀} \sim 1,9 \bar{v} \text{ ♂}$), was mit früheren Befunden genau übereinstimmt. Nur gegen Ende des Schwärmens, wo der Schwarm hauptsächlich aus Männchen besteht, ist ihr Flugton relativ erhöht.

Dieser Verlauf der Flugtöne bei den Männchen spricht dafür, dass ausser der Temperatur noch andere Faktoren deren Flugtonhöhe beeinflussen. Beispielsweise könnte eine zunehmende Erregung oder Paarungsbereitschaft eine Erhöhung ihrer Flugfrequenz zur Folge haben. Die im Abschnitt „Flugtonaufnahmen“ erwähnte Beobachtung, dass sich der Flugton der Männchen erhöht, wenn Töne im Frequenzbereich der weiblichen Flugtöne vorgespielt werden, zeigt in dieser Richtung.

DIE BEVORZUGUNG DER ÄLTEREN WEIBCHEN BEI DER PAARUNG

Während der ganzen Schwarmzeit sind etwa 3/4 der Weibchen junge Tiere (Tab. 1: %AS 1). Die Alterszusammensetzung der Weibchen bleibt von 16.37 bis 21.17 etwa gleich (Homogenitätstest: $P = 38\%$).

Um zu prüfen, ob ältere Weibchen bei der Kopulation bevorzugt werden, sind am 26.8.70 während der ganzen Schwarmzeit innerhalb von 8 Fangperioden abwechselungsweise freifliegende und gepaarte Weibchen eingefangen worden (Tab. 2). Als Kriterium für die Paarung galt der gestreckte Paarungsflug mit zusammenhängenden Abdomenenden, wobei allerdings nicht nachgeprüft worden ist, ob Spermien übertragen worden sind oder ob es sich um eine unvollständige Kopulation handelte. Auch an diesem Tag haben wie am 6.6.70 zum grösseren Teil junge Weibchen geschwärmt. Die Männchen paaren sich mit beiden Altersstufen, doch werden die älteren Weibchen deutlich bevorzugt ($P = 0,3\%$).

In diesem Zusammenhang ist hervorzuheben, dass viele Scheinkopulationen vorkommen. Meistens fliegen nämlich beide Geschlechter auch nach gestrecktem Paarungsflug wieder in den Schwarm zurück und die Weibchen sind unbefruchtet. Von 69 nach der Paarung eingefangenen Weibchen haben nur 5 befruchteten Laich abgelegt und von 31 nach dem Kopulationsflug eingefangenen und seziierten Weibchen hatte kein einziges Spermien in den Receptacula. Elf davon gehörten zur Altersstufe 2, die restlichen 20 zur Altersstufe 1. Viel seltener können Weibchen beobachtet werden, welche nach der Kopulation in gerader Richtung vom Schwarm wegfliegen. Vermutlich handelt es sich um solche, die erfolgreich kopuliert haben. Bis jetzt ist es aber nicht gelungen, solche Tiere zur weiteren Untersuchung einzufangen.

TABELLE 2

Eireifungsphasen von Weibchen aus dem Schwarm (26. August 1970)

AS 1) Altersstufe 1 (junge Weibchen.- AS 2) Altersstufe 2 (alte Weibchen).

Fangperiode	Kopulierende Weibchen		Freifliegende Weibchen	
	AS 1	AS 2	AS 1	AS 2
1	6	2	8	0
2	6	2	7	1
3	6	2	8	0
4	4	3	5	2
5	8	0	8	0
6	7	1	8	0
7	3	4	7	0
8	6	2	7	1
Total	46	16	58	4

Beim Schwärmen kommen ausserdem viele Kopulationsversuche vor, wobei die beiden Geschlechter nicht bis zum gestreckten Paarungsflug kommen. Ausserhalb des Schwarmes verlieren die Männchen die Weibchen öfters. Ausser vom 26.8.70 ist auch Material von 9 früheren Tagen geprüft worden. Es handelt sich dabei um solche Weibchen, die eingefangen worden sind, währenddem sie von einem Männchen verfolgt wurden ohne dass die Paarung abgewartet worden ist:

	AS 1	AS 2
Von Männchen verfolgte Weibchen	88	54
Freifliegende Weibchen	117	25

Die Bevorzugung der älteren Weibchen ist hier hoch gesichert ($P=0.01\%$).

DISKUSSION

Nach SYRJÄMÄKI (1966) bestehen Chironomidenschwärme meistens aus Männchen. Die vorliegenden Beobachtungen zeigen aber, dass bei *Chironomus plumosus* der Schwarm gemischt ist. Zeitweise bilden sich Schwärme, die zum grösseren Teil oder sogar ausschliesslich aus Weibchen bestehen. Bei den schwärmenden Weibchen handelt es sich in allen 64 geprüften Fällen um unbefruchtete Tiere. Es kann deshalb angenommen werden, dass die Weibchen von *Ch. plumosus* wie bei der *Chironomide Spaniotoma minima* (GIPSON, 1942) nach erfolgreicher Kopulation aus dem Schwarm wegfliegen. Weibchen können aber längere Zeit schwärmen, ohne dass Männchen sich mit ihnen paaren. Daraus kann geschlossen werden, dass eine erfolgreiche Kopulation durch irgendwelche Umstände oder Faktoren nicht zustande kommen kann oder erschwert wird. Folgende Befunde sprechen für diese Annahme und können zur Erklärung des zeitweise hohen Weibchenanteils beitragen:

1. Die Weibchen schwärmen über gleichen optischen Marken wie die Männchen, jedoch oft schon etwas früher als diese (Siehe auch RÖMER und ROSIN, 1969: S. 737 und RÖMER, 1970: Abb. 1 und S. 613). In der Anfangsphase gibt es also durch Mangel an Männchen wenig Kopulationen.

2. Im gemischten Schwarm besteht eine grosse Variabilität einerseits der Flugtonhöhen der Weibchen andererseits der Tönhöhen mit Lockwirkung auf die Männchen. Nach den bisherigen Befunden fliegen die einzelnen Weibchen mit gleichmässiger Flugtonhöhe (RÖMER und ROSIN, 1969: S. 737 und RÖMER, 1970: S. 607) und die einzelnen Männchen reagieren wahrscheinlich nur auf ein schmales Frequenzintervall. Weil wegen des relativ leisen Flugtons einzelner Tiere nur sehr nahe beim Männchen vorüberfliegende Weibchen von diesen wahrgenommen werden können, ist die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens passender Paare bei grosser Streuung zwischen den Tieren klein.

3. Die Verschiebung zwischen der mittleren Flugtonhöhe der Weibchen und der mittleren Tönhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen bewirkt eine zusätzliche Reduktion dieser Wahrscheinlichkeit. Die Ursache dieser Diskrepanz könnte bei der Alterszusammensetzung der Weibchen liegen: Die älteren Weibchen fliegen etwas tiefer als die jüngeren; ihr Flugton liegt näher beim Lockton für die Männchen und sie werden denn auch bevorzugt von den Männchen zur Kopulation angefliegen. Wenn nun wie am 6.6.70 zum grösseren Teil junge Weibchen schwärmen, muss der mittlere Flugton der Weibchen über der mittleren Tönhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen liegen.

Der an diesem Tag beobachtete hohe Anteil junger Weibchen kann durch eine Selektion bedingt sein; denn die Kopulation mit älteren Weibchen könnte häufiger erfolgreich verlaufen, worauf diese aus dem Schwarm wegfliegen. Für eine Paarungsselektion nach Alter spricht auch der relativ hohe Anteil älterer Weibchen zu Beginn des Schwärmens in Fällen, wo zuerst überhaupt noch keine Männchen vorhanden waren. Von 81 zuerst beim Schwarmplatz Eintreffenden Weibchen erwiesen sich 39 als junge Tiere (RÖMER, 1970: Abb. 4).

Die Beobachtung vieler unvollständiger Kopulationen mit Weibchen beider Altersstufen lässt aber vermuten, dass mit der groben Einstufung der Weibchen in nur zwei Altersstufen die Voraussetzungen für eine erfolgreiche Paarung erst teilweise erfasst wurden.

Anhand der Färbung kann festgestellt werden, dass sehr junge Männchen auch schon schwärmen. Daher ist es auch möglich, dass ein Teil der Männchen für eine erfolgreiche Kopulation noch nicht bereit ist, aber trotzdem Kopulationsversuche macht. Für diese Annahme sprechen die Erfahrungen von FISCHER (1970, persönliche Mitteilung) mit der nahe verwandten Art *Ch. nuditarsis*: Künstlich eingeleitete Kopulationen verlaufen erfolgreicher, wenn Männchen dazu verwendet werden, die nicht ganz jung sind.

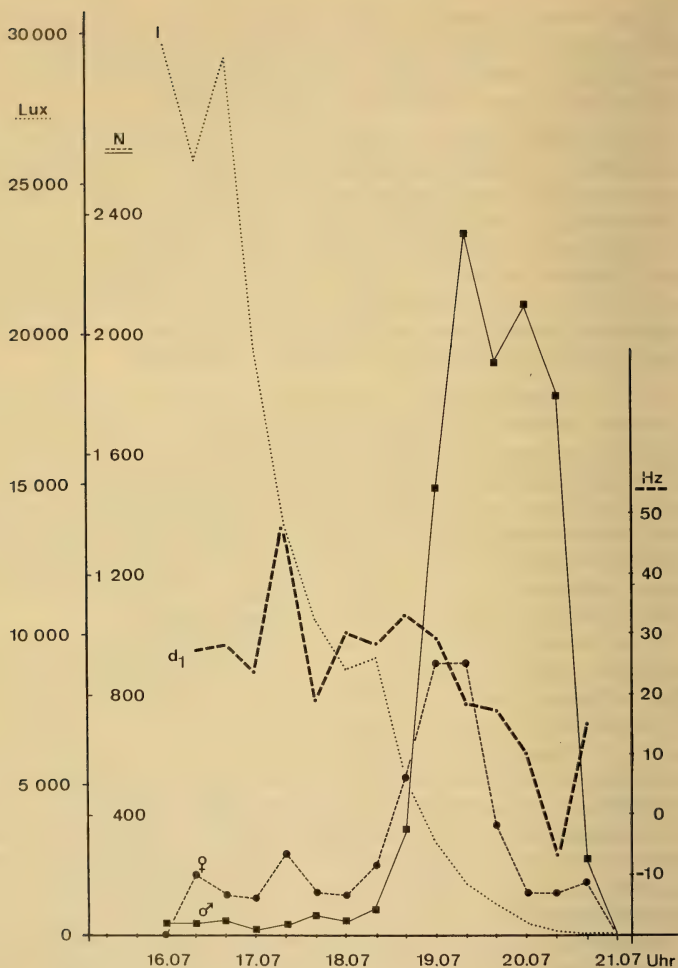


ABB. 4.

Grösse und Zusammensetzung des Schwarmes vom 6. Juni 1970.
 Ausgezogene, dünne Linie: Zahl der durch Anlockung erfassten Männchen.- Gestrichelte, dünne Linie: Aus dem Geschlechtsverhältnis berechnete, entsprechende Zahl der Weibchen.- Gestrichelte, dicke Linie (d_1): Differenz zwischen $\bar{v} L$ und $\bar{v} \bar{v}$ (Tab. 1) in Hertz.- Punktierter, dünne Linie (I): Lichtintensität (Mittel von 4 Messungen) in Lux.

4. Die Verschiebung der Geschlechterzusammensetzung zu Gunsten der Männchen führt im weiteren dazu, dass das Frequenzintervall der weiblichen Flugtöne vom Intervall der Töne mit Lockwirkung auf die Männchen ganz überdeckt wird, währenddem zu Beginn des Schwärmens die beiden Tonbereiche sich nur teilweise überschneiden (Abb. 3 links). Dadurch könnte die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens passender Paare grösser werden.

5. Die Diskrepanz zwischen der Tonhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen und den Flugtonhöhen der Weibchen nimmt mit fortschreitender Schwarmzeit ab. Die Tatsache, dass zur Zeit der grössten Diskrepanz der Weibchenanteil am grössten ist und zur Zeit der kleinsten Diskrepanz am kleinsten, spricht dafür, dass die Paarung umso mehr beeinträchtigt wird, je grösser diese Diskrepanz ist.

Warum die Diskrepanz mit der Zeit kleiner wird, ist noch unbekannt. Die Männchen reagieren mit fortschreitender Schwarmzeit auf relativ höhere Töne; die relative Luftfeuchtigkeit, welche gegen Abend bei abnehmender Lufttemperatur zunimmt, könnte sich einerseits auf die Resonanzfrequenz der männlichen Antennen erhöhend und andererseits auf die Flugtonhöhe absenkend auswirken. Jedenfalls nimmt die Flugfrequenz der Weibchen im Verlaufe des Abends vom 6.6.70 stärker ab, als es dem Temperaturabfall entspricht (Vergl. RÖMER, 1970: Abb. 3 links). Dass ein Frequenzabfall bei den Weibchen auch auf eine „Ermüdung“ der kurzlebigen Imagines oder auf eine Aenderung der Flugfigur im dichten, hauptsächlich aus Männchen bestehenden Schwarm zurückgeführt werden könnte, kommt hinzu.

Diese Untersuchung hat ergeben, dass bei *Chironomus plumosus* im Verlaufe des Schwärmens die Voraussetzungen für eine erfolgreiche Kopulation offenbar nicht immer gleich günstig sind. Das Schwärmen ist ein kompliziertes Paarungsverhalten, welches von einer ganzen Reihe z.T. noch unbekannter Faktoren beeinflusst wird.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Das Schwärmen von *Chironomus plumosus* im Freien ist vorwiegend mit akustischen Methoden an einem besonders günstigen Frühsommertag untersucht worden.

2. Am Nachmittag ist der Schwarm klein und besteht vor allem aus Weibchen. Mit zunehmender Dunkelheit wächst der Schwarm zu seiner maximalen Grösse heran und besteht dann vor allem aus Männchen.

3. Die Flugtonhöhe der Weibchen liegt im Mittel etwa einen Ganztonschritt (23 Hz) über der mittleren Tonhöhe, mit welcher gleichzeitig schwärmende Männchen angelockt werden können.

4. Bei den Weibchen im Schwarm handelt es sich zum grösseren Teil um junge, deren Flugton höher ist als bei älteren Weibchen.

5. Die Männchen fliegen bevorzugt ältere Weibchen zur Kopulation an.
6. Die Diskrepanz zwischen der mittleren Flugtonhöhe der Weibchen und der mittleren Tonhöhe mit Lockwirkung auf die Männchen nimmt im Laufe der Schwarmzeit ab.
7. Zur Zeit des grössten Weibchenanteils ist diese Diskrepanz am grössten, zur Zeit des kleinsten Weibchenanteils am kleinsten.
8. Die biologische Bedeutung der Befunde wird diskutiert.

RÉSUMÉ

1. Le vol en essaim de *Chironomus plumosus* a été examiné avant tout par des procédés acoustiques lors d'une journée particulièrement favorable au début de l'été.
2. L'après-midi, l'essaim est petit et se compose surtout de femelles. Au fur et à mesure que l'obscurité augmente, l'essaim s'accroît et, lorsqu'il atteint son ampleur maximum, il se compose surtout de mâles.
3. La hauteur du son des femelles en vol se situe en moyenne environ un ton entier (23 Hz) au-dessus de la hauteur moyenne par laquelle les mâles, également en vol, peuvent être attirés.
4. La majorité des femelles en essaim sont des jeunes dont le son en vol est plus haut que celui des femelles plus âgées.
5. Les mâles s'approchent de préférence des femelles plus âgées pour la copulation.
6. L'écart entre la hauteur moyenne du son des femelles en vol et celle susceptible d'attirer les mâles diminue au cours de l'essaimage.
7. Cet écart est le plus grand lorsque la part des femelles est maximale; il est le plus petit lorsque cette dernière est minimale.
8. La signification biologique des observations susmentionnées est discutée.

SUMMARY

1. The swarming of *Chironomus plumosus* in the wild was examined mainly by acoustic methods on a specially favourable day of the early summer.
2. In the afternoon the swarm is small and consists mainly of females. With increasing darkness the swarm is growing to its maximum size and consists then mainly of males.
3. The mean pitch of the flighttone of females lies about one tonestep (23 Hz) above the average pitch by which swarming males can be attracted.

4. The females in the swarm are for the most part young individuals whose pitch of the flighttone is higher than that of older females.
5. Older females are preferred for copulation.
6. The discrepancy between the mean pitch of the flighttone of females and the mean pitch of the tone having attractivity for males decreases in the course of the swarming time.
7. This discrepancy is greatest when the share of females in the swarm is greatest and it is smallest when the share of females is smallest.
8. The biological significance of these findings is discussed.

LITERATUR

- FISCHER, J. 1969. Zur Fortpflanzungsbiologie von *Chironomus nuditarsis* Str. Rev. suisse Zool. 76: 23—55.
- GIPSON, N. H. E. 1942. Mating Swarm in a Chironomid, *Spaniotoma minima*. Nature 150: 268.
- KEPPLER, E. 1958. Zum Hören von Stechmücken. Z. Naturf. 13b: 285—286.
- RÖMER, F. und S. ROSIN. 1969. Untersuchungen über die Bedeutung der Flugtöne beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. Rev. suisse Zool. 76: 734—740.
- 1970. Einfluss von Temperatur und Alter auf die Flugtonhöhe beim Schwärmen von *Chironomus plumosus* L. Rev. suisse Zool. 77: 603—616.
- SYRJÄMÄKI, J. 1966. Dusk swarming of *Chironomus pseudothummi* Strenzke (Dipt., Chironomidae). Ann. Zool. fenn. 3: 20—28.

N^o 61. G. Andres und E. Roessler, Mainz. — Übertragung von artspezifischen Verhaltenskomponenten durch xenoplastische Transplantation von Gehirnanlagen zwischen *Xenopus laevis* und *Hymenochirus boettgeri* (Amphibia, Anura).^{1 2}

Das Nervensystem der Wirbeltiere entwickelt sich in einem äusserst komplizierten Zusammenspiel morphogenetischer Prozesse (P. WEISS, 1955). Nach der Induktion durch das Urdarmdach gliedert sich die Neuralanlage allmählich in Einzelbereiche, die als Funktionseinheiten unter sich und mit der Peripherie hochspezifische Verbindungen eingehen. Nach SPERRY (1965) bilden die Nerven-

¹ Herrn Prof. Dr H. Giersberg zum 80. Geburtstag gewidmet.

² Ausgeführt mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft.

zellen jeder Region ein Mosaik biochemischer Eigenschaften, das komplementär ist zu denen der assoziierten Bereiche und der Peripherie. Nur das harmonische Zusammenwirken aller Faktoren garantiert die Normalentwicklung des Nervensystems und damit auch das normale Verhalten auf allen Entwicklungsstufen.

In der Phylogenese der Arten werden mit strukturellen Merkmalen auch Verhaltensweisen abgewandelt. Dabei sind manche Komponenten stark, und andere nur wenig betroffen (BALTZER, 1950 und 1952). Die nahe verwandten afrikanischen Frösche *Xenopus* und *Hymenochirus* beispielsweise sind zeitlebens ans Wasser gebunden und unterscheiden sich im metamorphosierten Zustand verhältnismässig wenig voneinander. Ihre Larven jedoch sind auffallend verschieden: die *Xenopus*larven ernähren sich als Geschwebefiltrierer, die *Hymenochirus*larven als Räuber. In Anpassung daran besitzen die *Xenopus*larven eine mächtige Kiemenreuse mit 4 Paar Knorpelspangen und 3 Paar Spalten. Durch rhythmisches Öffnen und Schliessen des Mundes vereint mit Erweiterung und Verengung des Schlundraumes passiert ein ständiger Wasserstrom diese Reuse. Die *Hymenochirus*larven dagegen öffnen ihren zum Saugrohr umgestalteten Mund nur bei Annäherung eines geeigneten Beutetieres, etwa eines kleinen Krebses. Dieser wird verschluckt und das mitaufgenommene Wasser durch ein einziges Paar Kiemenspalten wieder ausgepresst. Die schräg nach vorne gerichteten grossen Augen erleichtern der Larve das Anvisieren der Beute.

Gemeinsam ist beiden Larvenformen die ungewöhnlich schnelle Entwicklung: bei 25° C ist das Stadium der selbständig sich ernährenden Larve bereits in 4—5 Tagen erreicht (Stadium 46, nach NIEUWKOOP und FABER, 1956). Schon nach dem zweiten Entwicklungstag verlassen die jungen Larven ihre Gallert-hüllen, schwimmen umher und heften sich mit ihren Kittdrüsen fest. Auf diesem Stadium sind kleine äussere Kiemen vorhanden; typische innere Kiemen werden nie ausgebildet. Die selbständigen Larven atmen durch Haut und Lungen. Zum Luftholen streben sie an die Wasseroberfläche, geben die verbrauchte Luft ab, nehmen frische auf und streben wieder nach unten. Im freien Wasser schwimmen sie gemächlich durch Vibrieren der Schwanzspitze, rasches Schwimmen erfolgt durch Ruderschläge des ganzen Schwanzes.

Nach experimentellem Austausch der Anlagen der übergeordneten motorischen Zentren der Mittel- und Nachhirnregion zwischen Neurulen der beiden Arten ist zu erwarten, dass sich die Chimären in ihrem Verhalten zunächst nicht von den normalen Kontrolltieren unterscheiden. Von früheren Experimenten (ANDRES, GAUCH und STEINICKE, 1967) war uns bekannt, dass die Zusammenarbeit der Gewebe in Chimären von *Xenopus* und *Hymenochirus* relativ gut ist. *Xenopus*-Neurulen sind durchschnittlich 1,5—1,6 mm lang, die von *Hymenochirus* nur 0,8 mm. Dies erschwert das Austauschexperiment sehr. Ausserdem sind die Chimären sehr empfindlich gegen mancherlei Entwicklungsstörungen. Insgesamt wurden 522 Neuraltransplantationen durchgeführt. Von den 261 Hy-

*menochirus*larven mit *Xenopus*implantat zeigten 80 und von den reziproken Chimären 62 überwiegend normales frühlarvales Verhalten; 26 *Hymenochirus*- und 9 *Xenopus*chimären waren nicht von den Kontrolltieren zu unterscheiden. Berührt man solche Larven mit einer Nadel, so schwimmen sie mit wenigen kräftigen Ruderschlägen fort und setzen sich wieder fest. Larven, deren Nervenverbindungen im Nachhirnbereich unterbrochen sind, schwimmen dagegen mit zitternden Bewegungen bis zur Erschöpfung herum.

Nach HADORN (1947), ROTH (1950) und eigenen Beobachtungen treten bei fehlenden oder mangelhaften Nervenverbindungen zwischen Gehirn und Rückenmark ausserdem charakteristische Verkrümmungen des Schwanzes auf, oder umgekehrt: wächst bei einer Amphibienlarve der Schwanz gerade aus, so ist auf ausreichende intrazentrale Verbindungen zu schliessen. Bei vielen unserer Chimären waren die Schwänze normal gestreckt. Die in diesen Fällen vom artfremden Gehirn nach hinten ausgewachsenen Axone waren also imstande, ihre spezifischen Funktionen voll auszuüben. Wir schliessen daraus, dass Neurogenese und frühlarvales Verhalten bei *Xenopus* und *Hymenochirus* im Prinzip gleich programmiert sind. Wie aber fügen sich jene Verhaltenskomponenten in die Chimäre ein, die bei den Larven der beiden Arten divergieren? Ist transplantiertes *Xenopus*-Neuralgewebe befähigt, in *Hymenochirus* später rhythmische Bewegungen des Mundes und des Hyobranchialapparates zu veranlassen, Bewegungen, die dieser Species fremd sind? Von 93 *Hymenochirus*chimären, die alt genug wurden, zeigten 39 (42%) solche rhythmische Bewegungen. Deren Grad und Intensität variierten stark: in 16 Fällen wurde fast nur der Mund bewegt, in 19 Fällen war nur der hyobranchiale Bereich betroffen; in 4 Fällen traten die rhythmischen Bewegungen von Mund und hyobranchialem Bereich koordiniert auf. Bei 25° C erfolgten sie wie bei den normalen *Xenopus*larven mit einer durchschnittlichen Frequenz von 60 Impulsen pro Minute.

In 22 Fällen beschränkte sich die Aktivität der Chimären auf die spendergemässen Filtrierbewegungen. In 16 Fällen wurden ausserdem vorbeischwimmende *Artemia*-Nauplien in der für *Hymenochirus* typischen Weise anvisiert; oft erfolgte dann Zuschnappen. Vier der Chimären waren imstande, die Nauplien einzufangen und zu verschlucken. Sie zeigten damit nebeneinander die typischen Verhaltenskomponenten des Wirts und eine solche des Spenders.

Das Luftholen, die komplizierteste Handlung der Larven beider Species auf diesem Stadium, konnte bei 6 *Hymenochirus*-Chimären beobachtet werden. In einem Falle (Prot. Nr. HX IV H₄, op. 30. 9. 69) traten alle der genannten Verhaltensformen auf: normales Schwimmen und Lagekorrektur (Umdrehreflex), Fressen, Luftholen, und dazu rhythmische Mundbewegungen.

Geringer und unklar waren die Leistungen der *Xenopus*-Chimären mit *Hymenochirus*-Transplantaten. Ein Grund dafür mag sein, dass es praktisch unmöglich ist, in den rund 8 mal grösseren *Xenopus*keim eine ausreichende

Menge Anlagenmaterial von *Hymenochirus* zu implantieren. Vermutlich kann sich das kleine Transplantat im Wirt nicht durchsetzen. In vielen Fällen blieben Mund- und Kiemenregion der Chimären unbewegt. Der Befund weist mindestens darauf hin, dass den Chimären die Anlage des Initiators dieser Bewegungen entfernt worden war und nicht mehr reguliert wurde. Spendergemässe Reaktionen liessen sich bei diesen Chimären nicht beobachten.

Zusammenfassend halten wir fest, dass sich spezifische Verhaltenskomponenten unter geeigneten Voraussetzungen experimentell von einer Tierart auf eine andere übertragen lassen. Das transplantierte embryonale Neuralgewebe findet in diesem Falle im Wirt alle Faktoren für seine normale Ausdifferenzierung vor und beteiligt sich selbst aktiv an der Morphogenese des Wirts.

Da eine genaue histologische Analyse des vorhandenen Materials noch aussteht, lässt sich noch nicht entscheiden, ob das Neuralgewebe des Spenders unter dem Einfluss von Zentren des Wirts befähigt ist, auch wirtsgemässe Impulse auszusenden. Wenn einige Chimären ausser den Filtrierbewegungen des Spenders auch wirtsgemässen Beutefang ausführten, so könnte ein aus Spender- und Wirtsanteilen zusammengesetztes Zentrum hierfür verantwortlich sein, wobei einmal dieser, dann jener Anteil die Führung übernimmt. Die Beobachtungen von GIERSBERG, der 1935 über Gehirntransplantationen zwischen *Pelobates* und *Rana* berichtete, haben durch unsere Befunde eine klare Bestätigung erfahren.

LITERATUR

- ANDRES, G., H. GAUCH und H. STEINICKE. 1967. *Interaktionen migratorischer Zellsysteme in der Amphibienentwicklung*. Verh. Dt. Zool. Ges. Heidelberg: 71—80.
- BALTZER, F. 1950. *Entwicklungsphysiologische Betrachtungen über Probleme der Homologie und Evolution*. Rev. suisse Zool. 54: 260—269.
- 1952. *Experimentelle Beiträge zur Frage der Homologie*. Experientia. 8: 285—297.
- GIERSBERG, H. 1935. *Gehirntransplantationen bei Amphibien*. Verh. Dt. Zool. Ges. Leipzig: 160—168.
- HADORN, E. 1947. *Über einen Einfluss des embryonalen und frühlarvalen Gehirns auf die Gestalt der Rumpf-Schwanzregion bei Triton*. Rev. suisse Zool. 54: 369—399.
- NIEUWKOOP, P. D. und J. FABER. 1956. *Normal table of Xenopus laevis (Daudin)*. North Holland Publ. Co., Amsterdam.
- ROTH, H. 1950. *Die Entwicklung xenoplastischer Neuralchimären*. Rev. suisse Zool. 57: 621—686.
- SPERRY, R. W. 1965. *Embryogenesis of behavioral nerve nets*. In „Organogenesis“: 161—186, Ed. R. L. De Haan and H. Ursprung, Holt, Rinehart & Winston, New York.
- WEISS, P. 1955. *Neurogenesis*. In „Analysis of Development“: 346—392. Ed. B. H. Willier, P. A. Weiss und V. Hamburger. Saunders, Philadelphia and London.

N° 62. **W. Portmann-Riemann.** — L'influence de l'œstrogène sur l'ovogénèse chez le triton *Triturus Cristatus*.¹ (Avec 1 figure et 3 tableaux)

Station de Zoologie expérimentale, Université de Genève.

INTRODUCTION

Bien des analyses de l'ovogénèse chez le triton se dirigeaient vers la morphologie des chromosomes, notamment vers les chromosomes plumeux. Avec les expériences décrites ici j'essayerai de répondre aux questions suivantes:

— Existe-t-il une influence hormonale sur le développement des ovocytes chez le triton ?

— Les métabolismes hormonaux chez le triton peuvent-ils être comparés à ceux des Mammifères ?

— Quelles sont en particulier les modifications provoquées par l'œstrogène au niveau des différentes cellules effectrices ?

(HISAW, 1959) émit l'hypothèse dans une étude comparative sur les cycles reproductifs des vertébrés, qu'ils se correspondent physiologiquement malgré les différences morphologiques. En outre la croissance folliculaire et l'ovulation chez les Urodèles seraient homologues à la phase folliculaire chez les Mammifères.

De même que les hormones du cycle œstral des Mammifères (WERTH, 1955) celles des Batraciens ont aussi pu être mises en évidence: en particulier l'œstrogène fut détecté chez les Anoures (CHIEFFI et LUPO, 1963) et chez les Urodèles (OZON, 1963). En faisant des analyses avec de l'œstradiol-17 β -¹⁴C on a pu montrer le catabolisme de cette hormone chez le triton (STARKA et al., 1971). C'est ainsi qu'on a pu démontrer des isomères de l'œstradiol-17 β , de l'œstriol et des dérivés polaires. Ce qui prouve non seulement l'existence de l'œstrogène chez le triton mais encore leur capacité de le métaboliser. Par la même occasion on a testé la possibilité de l'œstradiol-17 β de pénétrer dans les ovocytes: ainsi les résultats des autoradiographies montrent que 48 heures après l'injection de l'hormone marquée on la retrouve uniformément répartie dans le noyau et le cytoplasme.

Après la mise en évidence d'œstrogène chez le triton et sa possibilité de pénétration dans les ovocytes, se pose le problème du rôle de l'hormone au

¹ Ce travail a été subventionné par le Fonds national de la Recherche scientifique Suisse. nos 4411 et 3.60.68.

niveau de ces cellules. De nombreux travaux chez les Mammifères visent à déterminer le rôle de l'œstrogène au niveau des cellules effectrices. On sait ainsi que dans l'utérus de la rate cette hormone provoque une modification de la perméabilité cellulaire (ASTWOOD, 1938), suivie d'une accélération de la synthèse des phospholipides puis des acides ribonucléiques et finalement des protéines. Leur contenu en DNA reste stable (MUELLER, 1965). On peut donc se demander si dans l'ovocyte du triton l'œstrogène jouerait un rôle semblable dans la synthèse des macromolécules. Dans le but d'y répondre nous avons d'une part injecté dans les animaux de l'œstradiol-17 β et de l'uridine- ^3H , et d'autre part incubé des fragments d'ovaires dans un milieu de culture approprié, contenant de l'hormone et de l'uridine- ^3H ou des acides aminés- ^3H .

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Tous les produits radioactifs, l'uridine- ^3H , les acides aminés phenylalanine- ^3H , leucine- ^3H et tryptophane- ^3H , l'œstradiol-17 β - ^{14}C ont été obtenus par Radiochemical Center Amersham, Angleterre. L'hormone l'œstradiol-17 β vient de Sigma Chem. Company, St. Louis, U.S.A.

Toutes les expériences *in vitro* ont été effectuées dans le milieu d'incubation suivant: 1 ml TC 199 (Difco), 0,7 ml H_2O , contenant des antibiotiques Streptomycine (0.0242 gr/100 ml) et Pénicilline (0.0148 gr/100 ml) et 33-36 mg sérum albumine bovin. Ce milieu de culture a l'avantage de respecter durant trois jours l'intégrité des ovocytes, mise en évidence par l'aspect de leurs chromosomes plumeux qui se dénaturent généralement dans les conditions non physiologiques.

Pour les expériences *in vivo* l'œstrogène fut injecté sous forme d'émulsion dans un tampon d'acide succinique au pH 6, car l'hormone dissoute dans l'alcool ou dans la soude (NaOH) a causé des lésions de la peau chez les tritons. Le schéma général des injections de l'œstrogène et de l'uridine- ^3H , qui s'est montré le plus efficace dans le cas des gonadotrophines (MACGREGOR, 1963), est le suivant:

1^{er} jour: injection de la moitié de l'œstrogène (selon l'expérience entre 50-5000 U.I.), 6^e jour: injection de la deuxième moitié de l'hormone et de 30 μC uridine- ^3H , 8^e jour: prélèvement des ovaires et fixation des ovocytes.

La méthode de détection de la radioactivité a même permis de déterminer l'activité d'un seul ovocyte. Dans ce but on fixe un fragment d'ovaire marqué dans de l'acide trichloracétique 10% à 4°C pendant 15 mn, on le rince encore deux fois dans de l'acide trichloracétique 10% à 4°C, et on l'extrait pendant 5 mn dans de l'alcool saturé d'acétate de sodium à 4°C, puis dans un mélange alcool absolu-éther (3:1) et dans l'éther pur à 24°C.

Dans l'éther on choisit à la loupe binoculaire les ovocytes de la grandeur désirée. Un ou plusieurs ovocytes sont répartis dans des petits flacons de scintillation recouverts de 0.02 ml d'eau et de 0.1 ml NCS (solubilisant) et laissés pendant

12 heures à l'obscurité pour être dégradés; on ajoute ensuite dans chaque flacon 10 cc d'un mélange composé d'un litre de toluol, 4 gr PPO et 40 mgr PoPoP. Les flacons sont agités fortement et analysés dans un compteur Nuclear Chicago.

RÉSULTATS

Le tableau 1 montre l'incorporation *in vivo* de l'uridine- ^3H dans les ovocytes 48 à 60 heures après l'injection. Cette durée fut déterminée d'après la cinétique illustrée dans la figure 1.

Les résultats sont donnés en pourcentage par rapport au témoin évalué à 100 %. De faibles doses d'hormones de 200 U.I. sont susceptibles, dans la plupart des cas, de stimuler *in vivo* la synthèse de RNA. Lorsqu'on augmente la dose il se produit chez certains animaux une stimulation, chez d'autres une inhibition. Si les doses atteignent 10 000 U.I. seuls les petits ovocytes sont encore stimulés dans leur synthèse de RNA.

TABLEAU 1

Incorporation d'uridine- ^3H , après 48-60 heures, dans les ovocytes in vivo, après traitement à l'œstrogène.

Animal	Uridine- ^3H	Œstradiol-17 β dans 0.1 ml de tampon	Pourcentage de l'Uridine- ^3H incorporé dans les ovocytes de diamètre 0.6-1.75				Date de l'expérience
			0.6	0.9	1.0-1.25	1.4-1.75	
U-1	30 μC	200 U.I.	90%	—	200%	170%	26-09-66
U-2	»	200 U.I.	100%	—	50%	175%	26-09-66
U-3	»	400 U.I.	—	116%	144%	144%	26.01.67
U-4	»	400 U.I.	—	95%	174%	100%	26.01.67
U-5	»	500 U.I.	120%	85%	—	100%	—
U-6	»	600 U.I.	88%	92%	70%	87%	17.12.66
U-7	»	600 U.I.	100%	78%	68%	64%	17.12.66
U-8	»	10 000 U.I.	185%	150%	45%	57%	17.12.66
Contrôles un ovocyte non traité	»	0 U.I.	100%	100%	100%	100%	—
	0 μC	0 U.I.	0%	0%	0%	1%	—

Les résultats de la synthèse de RNA d'ovocytes qui ont séjourné 48-72 heures dans le milieu de culture contenant de 25 à 20 000 U.I. d'œstrogène sont donnés dans le tableau 2. Les faibles doses de 25 à 500 U.I. dans 1,7 ml de milieu provoquent parfois une incorporation accentuée d'uridine- ^3H . Lorsque le milieu de culture contient des quantités de 2500 à 7500 U.I. il se produit une stimulation de la synthèse d'uridine dans tous les ovocytes examinés. Une dose relativement élevée (20 000 U.I.) provoque une stimulation de la synthèse chez les petits ovocytes, ce qui a été également mis en évidence *in vivo*.

TABLEAU 2

Incorporation d'uridine-³H, après 48-72 heures, dans les ovocytes in vitro, après traitement à l'aëstrogène.

Animal	Uridine- ³ H dans 1,7 ml de milieu d'incubation	Estradiol-17 β dans 1,7 ml de milieu d'incubation	Pourcentage de l'Uridine- ³ H incorporé dans les ovocytes de diamètre 0.4-1.75				Date de l'expérience
			0.4-0.5	0.7-0.9	1-1.25	1.5-1.75	
Ut-1	30 μ C	25 U.I.	50%	100%	97%	—	10.10.68
Ut-2	»	50-100 U.I.	50%	90%	49%	—	10.10.68
Ut-3	»	100 U.I.	50%	230%	73%	—	10.10.68
Ut-4	»	100 U.I.	—	50%	260%	—	3.10.68
Ut-5	»	500 U.I.	—	55%	75%	—	3.10.68
Ut-6	»	500 U.I.	50%	85%	25%	11%	19.01.67
Ut-7	»	2 000 U.I.	50%	25%	43%	80%	19.01.67
Ut-8	»	2500 U.I.	—	320%	190%	150%	29.11.66
Ut-9	»	2500 U.I.	—	30%	75%	—	3.10.68
Ut-10	»	5000 U.I.	—	300%	105%	175%	29.11.66
Ut-11	»	7500 U.I.	—	200%	135%	170%	29.11.66
Ut-12	»	20 000 U.I.	170%	40%	100%	80%	19.01.70
contrôle	»	—	100%	100%	100%	100%	—

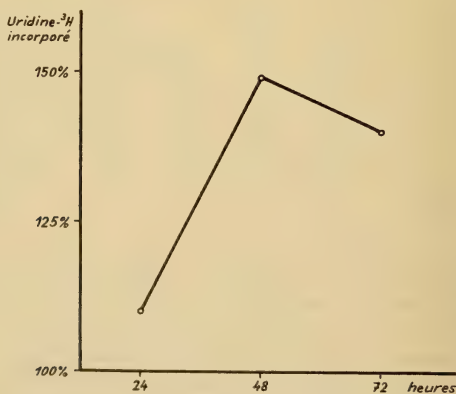


FIG. 1.

Cinétique de l'incorporation de l'uridine-³H dans les ovocytes de *Triturus cristatus*.

Le tableau 3 montre les résultats de l'incorporation *in vitro* d'acides aminés tritiés: leucine- ^3H , phenylalanine- ^3H et tryptophane- ^3H ajoutés dans la proportion 1:1:1, après 48 heures. L'influence de 7500 U.I. de l'œstrogène sur l'incorporation des acides aminés est faible. Seuls les ovocytes riches en vitellus subissent une faible stimulation de synthèse alors que les petits sont inhibés.

TABLEAU 3

Incorporation in vitro de phenylalanine- ^3H , leucine- ^3H et tryptophane- ^3H , après 48 heures, dans les ovocytes de Triturus cristatus.

Animal	Acides Aminés dans 1,7 ml de milieu d'incubation	Œstradiol-17 β dans 1,7 ml de milieu d'incubation	Pourcentage des Acides Aminés- ^3H dans les ovocytes des diamètres 0.75-1.4		
			0.75	1.0	1.4
AA-1	45 μC	7500 U.I.	71%	81%	107%
AA-2	45 μC	7500 U.I.	75%	62%	117%
Contrôles	45 μC	—	100%	100%	100%

DISCUSSION

Dans les cellules de l'utérus de la rate une stimulation maximale de la synthèse de RNA de 170% est atteinte 24 heures après l'injection d'œstrogène. Des valeurs comparables ne sont obtenues dans les ovocytes du *Triturus cristatus* qu'après 48-60 heures. Dans les grands ovocytes et ceux de taille moyenne de faibles doses d'œstrogène sont nécessaires aussi bien *in vivo* qu'*in vitro* à la stimulation de la synthèse de RNA. Par contre pour les petits ovocytes il faut de très fortes doses.

Ces expériences ne nous permettent pas de tirer de conclusion sur la nature des RNA synthétisés, car aussi bien le RNA ribosomal que le RNA messenger peuvent être stables (CRIPPA et al., 1967, et SCHERRER et al., 1968).

Chez la rate la synthèse de RNA est suivie d'une augmentation de la synthèse de protéines de 40%. Les expériences d'incorporation *in vitro* chez le triton présentent après application d'œstrogène une inhibition de l'incorporation des acides aminés marqués chez les petits et moyens ovocytes et seulement une stimulation faible chez les gros ovocytes. Chez *Xenopus* qui révèle des métabolites d'œstrogène semblables à ceux de *Triturus cristatus* (RAO et al., 1968), FOLLETT trouve que l'œstrogène bien que stimulant la synthèse des protéines au niveau du foie, ne stimule pas celles des ovocytes. FOLLETT réussit à neutraliser cette inhibition en injectant de l'œstrogène et de l'hormone folliculostimulante. Dans quelles mesures

les doses d'œstrogène utilisées dans ces expériences sont-elles encore physiologiques ? (JENSEN, 1965), estime que 0.1 U.I d'œstrogène/gr de rate et FOLLETT que 10 U.I./gr de *Xenopus* seraient des doses physiologiques. Avec 25 U.I./gr de *Triturus cristatus* nous obtenons la stimulation maximale de la synthèse de RNA. Les hormones furent administrées par injections souscutanées, sous forme d'émulsion et de ce fait des pertes se produisent par le transport et la résorption. On peut alors considérer toutes les doses utilisées sauf les très fortes comme étant des doses physiologiques.

En conclusion je voudrais faire remarquer que les différents résultats montrent l'homologie de l'action de l'œstrogène chez les Urodèles et chez les Mammifères pour 1) la stimulation de la synthèse de RNA et des protéines, 2) les changements de métabolisme des œstrogènes, ainsi que 3) le déplacement de l'équilibre Na^+/K^+ qui va dans le même sens dans les cellules de l'utérus de la rate (KALMAN, 1957) que dans les ovocytes des Amphibiens (PORTMANN-RIEMANN, 1971).

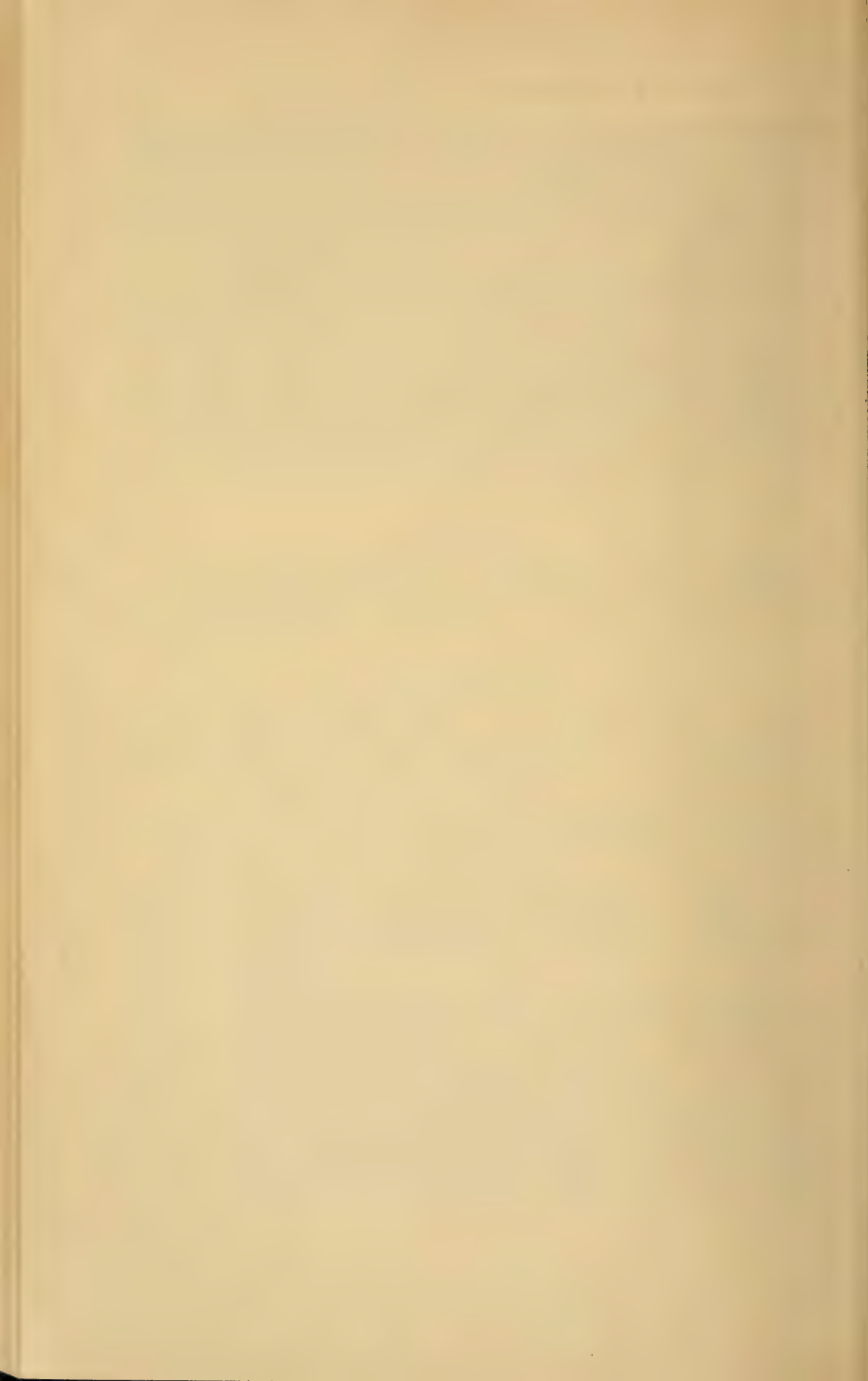
REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier le Professeur M. Fischberg pour m'avoir permis d'effectuer ces expériences dans son laboratoire et pour l'intérêt qu'il a manifesté tout au long de ce travail.

BIBLIOGRAPHIE

- ASTWOOD, E. B. 1938. *A six hour assay for the quantitative determination of estrogen*. Endocrinology. 23: 25-31.
- CHIEFFI G., C. LUPO. 1963. *Identification of Sex Hormones in the ovarian extracts of Torpedo marmorata and Bufo vulgaris*. Gen. and Comp. Endocrin. 3: 149-152.
- CRIPPA M., E. H. DAVIDSON and A. E. MIRSKY. 1967. *Persistence in early Amphibian embryos of informational RNA's from the Lampbrush chromosome stage of oogenesis*. Proc. N.A.S. 57: 885-92.
- FOLLETT, B. K. 1968. *The effects of Oestrogen and Gonadotrophins on lipid and protein metabolism in Xenopus laevis Daudin*. J. Endocrin. 40: 439-56.
- HISAW, F. L. 1959. *Endocrine adaptations of the mammalian estrous cycle and gestation*. In « Comparative Endocrinology ». (A. Gorbmann ed.): 533-552 Wiley, New York.
- JENSEN, E. V. 1965. Discussion de l'article: *The role of RNA and Protein Synthesis in Estrogen Action*, by G. C. Mueller. In « Mechanisms of Hormone Action ». (P. Karlson ed.): 245. Thieme Verlag.
- KALMAN, S. M. 1957. *The Influence of Estrogens on the Electrolytes of the rat uterus*. J. Pharm. and Exp. Therapeutics. 121: 252-257.
- MACGREGOR, H. C. 1963. *Morphological variability and its physiological origin in oocyte nuclei of the crested newt*. Quart. J. Micr. Sci. 104: 351-68.
- MUELLER, G. C. 1965. *The Role of RNA and Protein Synthesis in Estrogen Action*. In « Mechanisms of Hormone Action ». (P. Karlson ed.): 228-246. Thieme Verlag.

- OZON, R. 1963. *Analyse, in vivo, du métabolisme des œstrogènes au cours de la différenciation sexuelle chez le Triton Pleurodeles waltlii* Michah. C. R. Acad. Sci. Paris. 257: 2332-2335.
- PORTMANN-RIEMANN, W. 1971. *Influence du traitement à l'œstrogène et aux hormones gonadotrophes sur le contenu ionique des ovocytes du triton.* (en préparation).
- RAO G. S., H. BREUER and E. WITSCHI. 1968. *Metabolism of Oestradiol-17 β by Male and female Larvae of Xenopus laevis.* Experientia. 24: 1258.
- SCHERRER K. and L. MARCAUD. 1968. *Messenger RNA in Avian Erythroblasts at the Transcriptional and Translational Levels and the Problem of Regulation in Animal Cells.* J. Cell Physiol. 72: 181-212.
- STARKA, L., W. PORTMANN-RIEMANN and K. SILINK. 1971. *Oestrogen metabolism in the newt Triturus cristatus carnifex.* (sous presse).
- WERTH, G. 1955. *Die gonadotrophen Hormone.* Arzneimittelforschung. 5: 735-746.
-



PUBLICATIONS
DU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

En vente chez GEORG & C^{le}, libraires à Genève

CATALOGUE DES INVERTÉBRÉS DE LA SUISSE

Fasc. 1.	SARCODINÉS par E. PENARD	Fr. 12.—
2.	PHYLLOPODES par Th. STINGELIN	12.—
3.	ARAIGNÉES par R. DE LESSERT	42.—
4.	ISOPODES par J. CARL	8.—
5.	PSEUDOSCORPIONS par R. DE LESSERT	5.50
6.	INFUSOIRES par E. ANDRÉ	18.—
7.	OLIGOCHÈTES par E. PIGUET et K. BRETSCHER	18.—
8.	COPÉPODES par M. THIÉBAUD	18.—
9.	OPILIONS par R. DE LESSERT	11.—
10.	SCORPIONS par R. DE LESSERT	3.50
11.	ROTATEURS par E.-F. WEBER et G. MONTET	38.—
12.	DÉCAPODES par J. CARL	11.—
13.	ACANTHOCÉPHALES par E. ANDRÉ	11.—
14.	GASTÉROTRICHES par G. MONTET	18.—
15.	AMPHIPODES par J. CARL	12.—
16.	HIRUDINÉES, BRANCHIOBELLES et POLYCHÈTES par E. ANDRÉ	17.50
17.	CESTODES par O. FUHRMANN	30 —
18.	GASTÉROPODES par G. MERMOD	68.—

LES OISEAUX DU PORT DE GENÈVE EN HIVER

par F. de SCHAECK

Avec 46 figures dans le texte

Fr. 6.—

En vente au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

CATALOGUE ILLUSTRÉ DE LA COLLECTION LAMARCK APPARTENANT AU MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

1^{re} partie — FOSSILES — 1 vol. 4^o avec 117 planches Fr. 300.—

COLLEMBOLAFAUNA EUROPAS von H. GISIN

312 Seiten, 554 Abbildungen

Fr. 24.—

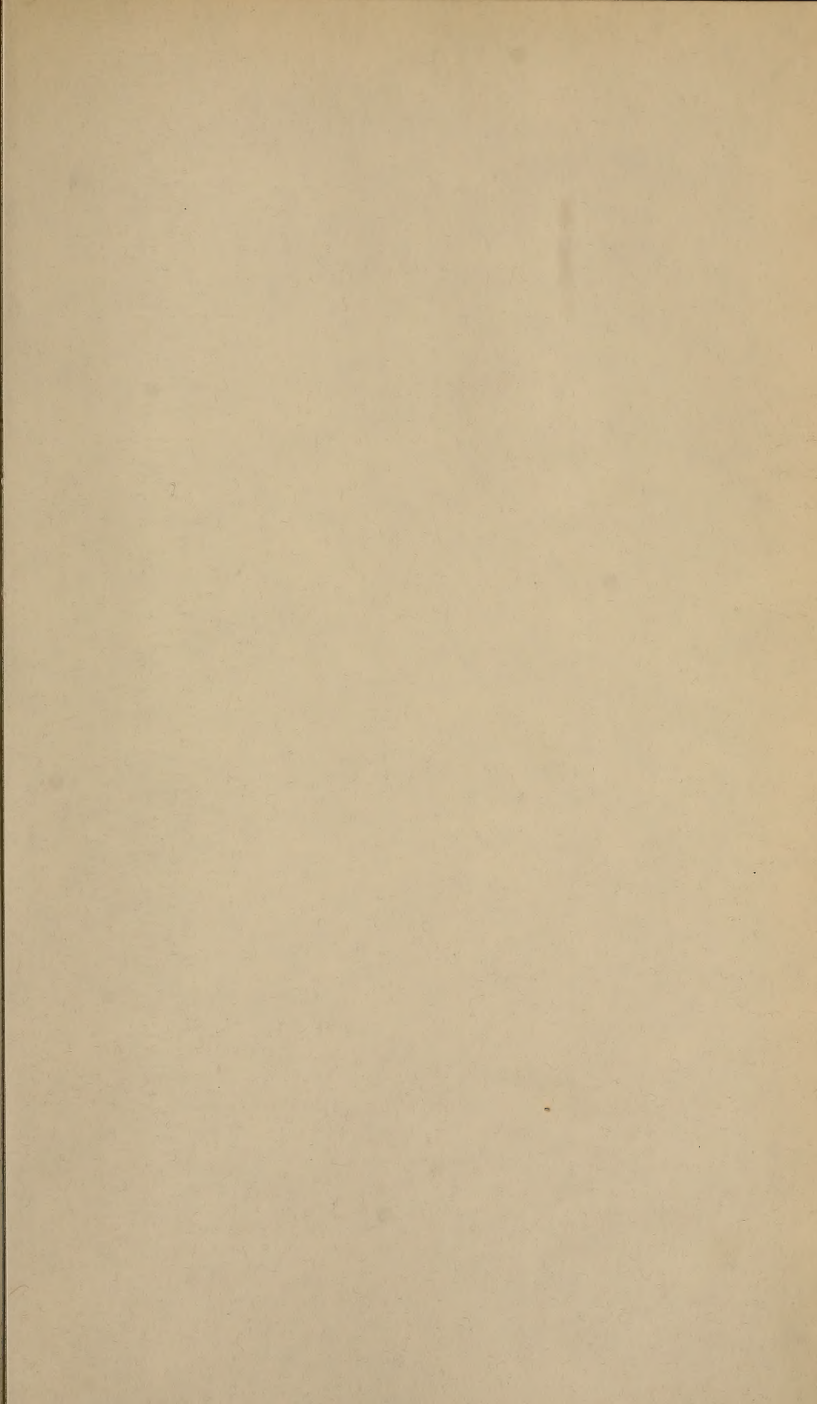
REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

TOME 77 — FASCICULE 4

	Pages
N° 46. DUBOIS, Georges. Les fondements de la taxonomie des <i>Strigeata</i> La Rue (Trematoda: Strigeida)	663-685
N° 47. EUZET, Louis et Eric WAHL. Biologie de <i>Rhinecotyle crepitacula</i> Euzet et Trilles, 1960 (Monogenea) parasite de <i>Sphyræna piscatorum</i> Cadenat, 1964 (Teleostei) dans la lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). Avec 15 figures dans le texte	687-703
N° 48. MOREL, J. et A. MEYLAN. Une pullulation de campagnols terrestres (<i>Arvicola terrestris</i> (L.)) (Mammalia: Rodentia). Avec 2 tableaux et 1 figure dans le texte	705-712
N° 49. PONSE, K. et A. VECSEY. Survie et croissance insolites de Cobayes femelles hypophysectomisées. Avec 7 tabelles	713-726
N° 50. LÖBL, Ivan. Revision der paläarktischen Arten der Gattungen <i>Scaphisoma</i> Leach und <i>Caryoscapa</i> Ganglbauer der Tribus Scaphisomini (Col. Scaphidiidae). Mit 81 Abbildungen	727-799
N° 51. DAGET, J. et P. DE RHAM. Sur quelques Poissons du sud de la Côte d'Ivoire	801-806
N° 52. SCHWAGER-HÜBNER, Marianne. Untersuchungen über die Entwicklung des thorakalen Nerven-Muskel-Systems bei <i>Apis mellifica</i> L. (Hymenoptera). Mit 29 Abbildungen	807-849
N° 53. KEVAN, D. Keith McE. Indian Pyrgomorphini other than <i>Pyrgomorpha</i> (Orthoptera: Acridoidea: Pyrgomorphidae). With 69 figures	851-866
N° 54. GISIN, Hermann et Maria Manuela DA GAMA. Notes taxonomiques et évolutives sur quatre espèces de <i>Pseudosinella</i> cavernicoles du groupe <i>vandeli</i> . Avec 4 figures dans le texte	867-875
N° 55. ACHERMANN, Markus. Vergleich des Räumlichen Verhaltens von Schmelz- und Dentinkronenrelief im Dauergebiss der Katze. (Mit 17 Abbildungen und 1 Tabelle)	877-893
N° 56. SOWA, R. Sur la taxonomie de <i>Rhithrogena semicolorata</i> (Curtis) et de quelques espèces voisines d'Europe continentale (Ephemeroptera: Heptageniidae). Avec 47 figures et 2 tableaux	895-920
N° 57. PILLERI, Georg, Carola KRAUS und Margarete GIHR. Frequenzanalyse der Laute von <i>Platanista indi</i> « Cetacea ». Mit 6 Abbildungen und 3 Tabellen	922-935
N° 58. HALDER, Ulrich und Rudolf SCHENKEL. Putzsymbiose zwischen Banteng (<i>Bos javanicus</i>) und Sundakrähé (<i>Corvus enca</i>)	935-938
N° 59. GERMANN-MEYER, Vreni und Rudolf SCHENKEL. Über das Kampfverhalten des Grauen Riesenhänguruhs, <i>Macropus giganteus</i>	938-942
N° 60. RÖMER, F. Flugtöne der Weibchen und Locktöne für Männchen von <i>Chironomus plumosus</i> L. beim Schwärmen. Mit 4 Textabbildungen und 2 Tabellen	942-959
N° 61. ANDRES, G. und E. ROESSLER. Übertragung von artspezifischen Verhaltenskomponenten durch xenoplastische Transplantation von Gehirnanlagen zwischen <i>Xenopus laevis</i> und <i>Hymenochirus boettgeri</i> (Amphibia, Anura)	959-962
N° 62. PORTMANN-RIEMANN, W. L'influence de l'œstrogène sur l'ovogénèse chez le triton <i>Triturus cristatus</i> . Avec 1 figure et 3 tableaux	963-969











SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01260 1514